

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

RÉPONSE À MOYEN TERME DE LA MINÉRALISATION DE L'AZOTE À
L'AUGMENTATION DES DÉPOSITIONS D'AZOTE ET DE LA TEMPÉRATURE DU
SOL EN FORÊT BORÉALE

PAR
JOANIE PIQUETTE
B. Sc. (BIOLOGIE)

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

MAI 2018

RÉSUMÉ

Le réchauffement climatique et l'augmentation des dépôts atmosphériques d'azote (N) associés aux activités anthropiques pourraient avoir un impact sur le cycle biogéochimique de l'N en régions boréales, ce qui pourrait avoir des conséquences sur l'écologie forestière et la croissance des arbres. En outre, ces changements environnementaux ont le potentiel d'affecter la minéralisation nette et brute de l'N, mais aucune étude n'a vérifié cette possibilité en forêt boréale via des expérimentations à plus long terme. Ainsi, l'objectif de l'expérience était d'évaluer les effets d'un réchauffement du sol et de l'augmentation des dépôts d'N sur les taux de minéralisation nette et brute de l'N des sols boréaux, et ce, après huit et neuf ans de traitements. L'étude a été conduite dans deux peuplements d'épinette noire mature situés dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc du Québec. Pendant neuf ans (2008–2016), des câbles chauffants (enterrés) ont été utilisés pour augmenter la température du sol de +4 °C d'avril à juillet et une pluie artificielle a été appliquée au-dessus de la canopée de juin à septembre afin de simuler une augmentation de 50% des dépôts atmosphériques d'N. Au total, il y avait quatre traitements (c'est-à-dire 2 niveaux de température × 2 niveaux d'ajouts d'N) et chacun était répliqué trois fois à chacun des deux sites (N = 24). Durant la huitième et la neuvième année de traitements, les taux de minéralisation nette de l'N du sol (horizon F) ont été évalués régulièrement par la méthode d'incubations de sacs enfouis et les taux de minéralisation brute de l'N ont été mesurés deux fois par année à l'aide de la technique de la dilution isotopique du ¹⁵N. Les résultats ont montré que l'augmentation des dépôts d'N faisait diminuer d'en moyenne 20% les taux de minéralisation brute de l'N. Nous avons émis l'hypothèse que cela pourrait être le résultat d'une déplétion de carbone labile et/ou d'une accumulation de carbone récalcitrant en raison des ajouts d'N. Également, cela pourrait être expliqué par un changement au niveau de l'activité, de la biomasse ou de la composition de la communauté de microorganismes du sol. D'un autre côté, l'augmentation de la température du sol s'est avérée n'avoir aucun effet significatif sur les taux de minéralisation nette et brute de l'N. De même, il n'y avait pas d'interaction significative entre les dépôts d'N et la température du sol sur ces variables. Dans l'ensemble, nos résultats soulignent l'importance des études de terrain à long terme et suggèrent que l'augmentation des dépôts atmosphériques d'N pourrait affecter le cycle de l'N des régions boréales, ce qui pourrait avoir des répercussions sur l'écologie et la productivité des forêts.

REMERCIEMENTS

En premier lieu, j'aimerais témoigner toute ma gratitude envers mon directeur de recherche, Maxime Paré, pour son aide inestimable dans l'aboutissement de cette étude, son expertise, sa patience, sa disponibilité, sa générosité et ses judicieux conseils. Je tiens également à remercier, pour leur support et leurs précieuses suggestions, mes co-directeurs Hubert Morin et Nelson Thiffault, ainsi que Robert Bradley et Daniel Houle qui ont contribué grandement à l'établissement du projet et à l'orientation de la portée de cette étude.

J'offre mes remerciements les plus sincères à tous ceux qui m'ont aidé sur le terrain ou en laboratoire, particulièrement Andréanne Simard, Catherine Tremblay, Émilie Dussault-Chouinard, Marie-Josée Tremblay, Xavier Plante, Denis Bussi res et Caroline Potvin. Un merci sp cial   Claire Fournier, pour son aide consid rable, sans qui la mise   terme de ce projet aurait  t  ardue.

De plus, je tiens   remercier toutes les personnes qui ont contribu  de pr s ou de loin   la r alisation de ce projet, et ce, bien avant que je sois impliqu e dans celui-ci, notamment Danielle Laprise et Fran ois Gionest pour l'entretien des sites et leur g n rosit . De m me, un grand merci   Myles Stocki, William F. J. Parsons, Evelyne Gaillard et Denis Langlois pour leur gentillesse et l'analyse chimique de mes  chantillons. Ma reconnaissance va  galement   tous mes coll gues du Laboratoire d' cologie v g tale et animale, sp cialement M lanie Aubin et Jos e-Anne L vesque pour leurs commentaires constructifs de r daction. D'ailleurs, un grand merci   Germain Savard et   Patrick Nadeau qui sont toujours pr t   aider quand on a besoin de quelque chose. Je tiens aussi   remercier mes parents pour leur continuel support et d vouement.

Finalement, rien n'aurait  t  possible sans la contribution financi re du CRSNG et du FRQNT, envers qui j'offre mes remerciements les plus sinc res. Je remercie  galement l'AQSSS qui, par son support financier, m'a permis de participer   des conf rences. Pour finir, un grand merci   Mitacs qui a financ  mon stage n cessaire   mon cheminement.

AVANT-PROPOS

Dans le cadre de la Stratégie d'aménagement durable des forêts du Québec (MFFP 2015), une des orientations est d'intégrer les changements climatiques dans la gestion forestière, c'est-à-dire de tenir compte des effets des changements climatiques sur l'état des forêts dans la gestion et l'aménagement de la forêt au Québec. Il faut connaître l'influence des facteurs impliqués, tels que la température et les précipitations, sur la productivité des écosystèmes comme cela constitue une étape nécessaire pour prédire les impacts des changements climatiques. Selon les prédictions et les connaissances acquises, les décideurs et les aménagistes devront ajuster leurs décisions et leurs actions en guise d'adaptation. Cela inclut entre autres l'amélioration du calcul des possibilités forestières et la modification des plans d'aménagements forestiers dans le but d'assurer la pérennité des ressources et des fonctions écologiques tout en permettant aux générations actuelles et futures de continuer à bénéficier des services socio-économiques de la forêt.

L'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) possède déjà deux dispositifs simulant des changements environnementaux en forêt boréale afin d'évaluer les effets de l'augmentation (prévue) de la température du sol et des dépositions d'azote. Cependant, les études qui s'y sont produites se concentraient principalement sur les effets du réchauffement du sol et de la fertilisation en azote sur les épinettes noires et négligeaient généralement les impacts au niveau du sol bien que celui-ci est intimement lié à la productivité forestière. Ainsi, cela a ouvert la porte à une nouvelle étude dans le but de combler ce manque. En outre, il faut vérifier la possibilité d'inclure le sol et les effets des changements climatiques sur celui-ci dans les modèles de croissance afin d'améliorer le calcul des possibilités forestières.

Ce mémoire a été réalisé dans le cadre de la maîtrise en ressources renouvelables de l'Université du Québec à Chicoutimi. La structure qui a été choisie est celle d'un mémoire sous forme d'article scientifique. Seulement un des deux volets de la recherche effectuée lors de la maîtrise est présenté dans ce mémoire.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|---|-----|
| RÉSUMÉ | ii |
| REMERCIEMENTS | iii |
| AVANT-PROPOS | iv |
| TABLE DES MATIÈRES | v |
| LISTE DES FIGURES | vii |
| LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES | ix |
| 1 INTRODUCTION | 1 |
| 1.1 <i>Augmentation des dépositions d’N</i> | 1 |
| 1.2 <i>Réchauffement climatique</i> | 2 |
| 1.3 <i>Processus biogéochimiques de l’azote et formes d’azote disponible</i> | 3 |
| 1.4 <i>Absorption et assimilation des formes d’N – le cas de l’épinette noire</i> | 4 |
| 1.5 <i>Sensibilité de la minéralisation de l’azote</i> | 6 |
| 1.6 <i>Importance et objectif de l’étude</i> | 7 |
| 2 MÉTHODOLOGIE | 7 |
| 2.1 <i>Sites d’étude</i> | 7 |
| 2.2 <i>Dispositifs expérimentaux</i> | 9 |
| 2.3 <i>La minéralisation nette de l’N</i> | 11 |
| 2.4 <i>La quantité nette cumulée d’N-NH₄⁺ minéralisé</i> | 13 |
| 2.5 <i>La minéralisation brute de l’N</i> | 13 |
| 2.6 <i>Le pH au CaCl₂</i> | 16 |
| 2.7 <i>Analyses statistiques</i> | 16 |
| 3 RÉSULTATS | 18 |
| 3.1 <i>La minéralisation nette de l’N</i> | 18 |
| 3.2 <i>La quantité nette cumulée d’N-NH₄⁺ minéralisé</i> | 21 |
| 3.3 <i>La minéralisation brute de l’N</i> | 22 |
| 3.4 <i>L’immobilisation de l’N</i> | 24 |
| 3.5 <i>Le pH au CaCl₂</i> | 26 |
| 4 DISCUSSION | 28 |
| 4.1 <i>Dépositions d’N × température du sol</i> | 28 |
| 4.2 <i>Dépositions d’N</i> | 28 |
| 4.3 <i>Température du sol</i> | 31 |

| | | |
|-------------|--|----|
| 4.4 | <i>Site</i> | 33 |
| 4.5 | <i>Date</i> | 34 |
| 4.6 | <i>Teneur en eau du sol</i> | 34 |
| 4.7 | <i>Minéralisation et immobilisation de l’N</i> | 35 |
| 4.8 | <i>Nitrate/nitrification</i> | 35 |
| 4.9 | <i>Liens avec les études précédentes effectuées sur les mêmes dispositifs</i> | 36 |
| 4.10 | <i>Limites de l’expérience</i> | 37 |
| 5 | CONCLUSION | 40 |
| | RÉFÉRENCES | 43 |
| | ANNEXE A. Emplacement des sites d’étude | 56 |
| | ANNEXE B. Concentrations en ions des pluies artificielles utilisées | 57 |
| | ANNEXE C. Températures journalières moyennes du sol en 2015 et en 2016 | 58 |
| | ANNEXE D. Tableaux des résultats des tests statistiques | 60 |

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Cycle biogéochimique interne de l’N [adaptée de Schimel et Bennett (2004)].....4

Figure 2. Disposition des parcelles expérimentales à a) SIM et à b) BER. Les parcelles illustrées (carrés) ont été centrées selon les coordonnées GPS notées pour chaque épinette noire sélectionnée et traitée. Selon l’application des traitements, les parcelles ont été nommées ainsi : N_d (augmentation des dépositions d’N), T° (augmentation de la température du sol), N_dT° (augmentation des dépositions d’N et de la température du sol) et Ctl (contrôle).

..... 11

Figure 3. Effets de l’interaction entre les dépositions d’N et la date sur les taux moyens de minéralisation nette de l’N du sol (horizon F) sur une période de 525 jours, et ce, après 8 et 9 ans de traitements. L’axe des abscisses présente les jours depuis le début des incubations (jour 0) et la date correspondante. Chaque point du graphique a été placé à la fin de chaque période d’incubation (*buried bag*) et représente donc les taux moyens \pm SE (issus de l’ajustement du modèle) mesurés pour la période complète (d’environ 30 jours) à partir du point précédent (les valeurs regroupent les deux sites). Les ajouts d’N correspondent à une augmentation de 50% des dépositions d’N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Les astérisques indiquent les différences significatives entre les traitements selon le test *t* de Student. 19

Figure 4. Effets des facteurs à l’étude, c’est-à-dire a) les dépositions d’N, b) la température du sol, c) l’interaction *dépositions d’N \times température du sol* et d) le site, sur les taux de minéralisation nette de l’N du sol (horizon F) évalués à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements en forêt boréale. Les ajouts d’N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépositions d’N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le réchauffement du sol (b, c) correspond quant à lui à une augmentation d’environ 4 °C de la température du sol, et ce, d’avril à juillet. Les barres représentent les moyennes \pm SE des valeurs issues de l’ajustement du modèle. Note : NS = non significatif, dépôts N = dépositions d’azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.

.....20

Figure 5. Effets des facteurs à l’étude, c’est-à-dire a) les dépositions d’N, b) la température du sol, c) l’interaction *dépositions d’N \times température du sol* et d) le site, sur la quantité nette cumulée d’N-NH₄⁺ minéralisé (dans l’horizon F) entre mai 2015 et octobre 2016 (525 jours) en forêt boréale. Les ajouts d’N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépositions d’N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le réchauffement du sol (b, c) correspond quant à lui à une augmentation d’environ 4 °C de la température du sol, et ce, d’avril à juillet. Les barres représentent les moyennes \pm SE des valeurs issues de l’ajustement du modèle. Note : NS = non significatif, dépôts N =

dépôts N = dépôts d'azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.21

Figure 6. Effets des facteurs à l'étude, c'est-à-dire a) les dépôts d'N, b) la température du sol, c) l'interaction *dépôts d'N × température du sol* et d) le site, sur les taux de minéralisation brute de l'N du sol (horizon F) évalués à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements en forêt boréale. Les ajouts d'N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépôts d'N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le réchauffement du sol (b, c) correspond quant à lui à une augmentation d'environ 4 °C de la température du sol, et ce, d'avril à juillet. Les barres représentent les moyennes ± SE des valeurs issues de l'ajustement du modèle. Note : NS = non significatif, dépôts N = dépôts d'azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.23

Figure 7. Effets des facteurs à l'étude, c'est-à-dire a) les dépôts d'N, b) la température du sol, c) l'interaction *dépôts d'N × température du sol*, d) le site, e) l'année et f) l'interaction *site × température du sol*, sur les taux d'immobilisation de l'N du sol (horizon F) évalués à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements en forêt boréale. Les ajouts d'N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépôts d'N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le réchauffement du sol (b, c, f) correspond quant à lui à une augmentation d'environ 4 °C de la température du sol, et ce, d'avril à juillet. Les barres représentent les moyennes ± SE des valeurs issues de l'ajustement du modèle. Les lettres minuscules différentes au-dessus des barres (f) indiquent les différences significatives selon le test HSD de Tukey. Note : NS = non significatif, dépôts N = dépôts d'azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.25

Figure 8. Effets des facteurs à l'étude, c'est-à-dire a) les dépôts d'N, b) la température du sol, c) l'interaction *dépôts d'N × température du sol*, d) le site et e) l'année, sur le pH au CaCl₂ du sol (horizon F) évalué à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements en forêt boréale. Les ajouts d'N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépôts d'N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le réchauffement du sol (b, c) correspond quant à lui à une augmentation d'environ 4 °C de la température du sol, et ce, d'avril à juillet. Les barres représentent les moyennes ± SE des valeurs issues de l'ajustement du modèle. Note : NS = non significatif, dépôts N = dépôts d'azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.27

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

| | |
|---|--|
| ANCOVA | analyse de la covariance |
| ANOVA | analyse de la variance |
| a.s.l. | au-dessus du niveau de la mer (<i>above sea level</i>) |
| ATP | adénosine triphosphate |
| BER | Bernatchez (site) |
| C | carbone |
| Ca ²⁺ | ion calcium |
| CaCl ₂ | chlorure de calcium |
| Cl ⁻ | ion chlorure |
| Ctl | contrôle |
| ddl | degré de liberté |
| dépôts N | dépôts d'azote |
| DOY | jour julien (<i>day of year</i>) |
| Fig. | Figure |
| GES | gaz à effet de serre |
| GIEC | Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i>) |
| GPS | système mondial de positionnement (<i>Global Positioning System</i>) |
| GWC | teneur en eau gravimétrique du sol (<i>gravimetric water content</i>) |
| H ⁺ | ion hydrogène |
| horizon F | horizon fibrique |
| horizon L | horizon de surface (litière) |
| horizon LFH | horizon de surface (litière) + horizon fibrique + horizon humique |
| K ⁺ | ion potassium |
| KCl | chlorure de potassium |
| KHSO ₄ | hydrogénosulfate de potassium |
| MFFP | Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs |
| Mg ²⁺ | ion magnésium |
| MgO | oxyde de magnésium |
| minN | minéralisation de l'azote |
| minN brute | minéralisation brute de l'azote |
| minN nette | minéralisation nette de l'azote |
| MOS | matière organique du sol |
| N | azote |
| ¹⁴ N | isotope azote 14 |
| ¹⁵ N | isotope azote 15 |
| Na ⁺ | ion sodium |
| N _d | augmentation des dépôts d'azote |
| N _d T° | augmentation des dépôts d'azote et de la température du sol |
| NH ₄ ⁺ | ammonium |
| (NH ₄) ₂ SO ₄ | sulfate d'ammonium |
| N-NH ₄ ⁺ | azote sous forme d'ammonium |
| N-NO ₃ ⁻ | azote sous forme de nitrate |
| NO ₂ ⁻ | nitrite |
| NO ₃ ⁻ | nitrate |

| | |
|-------------------------------|---|
| NS | non significatif |
| PLFA | acides gras phospholipidiques (<i>phospholipid fatty acids</i>) |
| Q ₁₀ | sensibilité de la respiration du sol à la température |
| SE | erreur standard (<i>standard error</i>) |
| SIM | Simoncouche (site) |
| SO ₄ ²⁻ | ion sulfate |
| T° | augmentation de la température du sol |
| T°sol | température du sol |
| UQAC | Université du Québec à Chicoutimi |
| VWC | teneur en eau volumétrique du sol (<i>volumetric water content</i>) |

1 INTRODUCTION

Dans les années à venir, les changements climatiques pourraient affecter de façons importantes les écosystèmes de la forêt boréale. Il a même été spéculé que l'augmentation de la productivité ligneuse de la forêt boréale observée durant le 20^e siècle s'expliquerait par l'augmentation des dépositions atmosphériques d'azote (N) et le réchauffement climatique (Boisvenue et Running 2006; Lupi *et al.* 2013). La croissance des arbres en forêt boréale est notamment limitée par les basses températures du sol et la disponibilité de l'N (Bonan 1992; D'Orangeville *et al.* 2013; Lupi *et al.* 2013). Comme l'N est un constituant essentiel de plusieurs composés organiques tels que les protéines (ex. enzymes) et les phytohormones, un changement de la disponibilité de l'N a le potentiel d'affecter la photosynthèse et le stockage de carbone (C) dans les tissus ligneux (Melillo *et al.* 2011; Lupi *et al.* 2013). Or, l'augmentation des dépositions d'N et le réchauffement climatique pourraient avoir un impact sur la disponibilité de l'N (Rustad *et al.* 2001; Melillo *et al.* 2011; D'Orangeville *et al.* 2013). Il est donc important de bien connaître le cycle biogéochimique de l'N pour prédire les effets des changements climatiques sur la forêt boréale. Malgré qu'il y ait encore des incertitudes sur l'ampleur qu'auront les changements climatiques, la forêt boréale risque d'être l'un des écosystèmes qui en sera le plus affecté (GIEC 2007; Bai *et al.* 2013).

1.1 Augmentation des dépositions d'N

Au début des années 1990, les émissions d'N réactif par les activités anthropiques ont augmenté d'un facteur 10 par rapport à l'année 1860, ce qui a conduit à une augmentation des dépositions atmosphériques d'N dans divers écosystèmes du monde (Galloway *et al.* 2004). Dans la forêt boréale, limitée par la disponibilité de l'N, les dépositions atmosphériques d'N représentent une source non négligeable d'N inorganique (D'Orangeville *et al.* 2013). Or, il est prévu que les dépositions d'N sur les écosystèmes terrestres doublent d'ici 2050 (125,2 Tg N année⁻¹) par rapport au début des années 1990 (63,5 Tg N année⁻¹) (Galloway *et al.* 2004), ce qui pourrait avoir un impact sur la productivité de la forêt boréale (Lupi *et al.* 2013). En outre, Thomas *et al.* (2010) ont observé que l'augmentation de la déposition d'N par les pluies avait stimulé la croissance de plusieurs espèces d'arbres et la séquestration du C aux États-Unis.

1.2 Réchauffement climatique

Les émissions anthropiques de gaz à effet de serre (GES) sont responsables du réchauffement planétaire (GIEC 2014). Toutefois, les projections d'émissions de GES varient grandement, ce qui entraîne forcément plusieurs scénarios pour le climat futur (GIEC 2014). De plus, le réchauffement devrait être de plus grande ampleur au niveau des hautes latitudes nordiques (GIEC 2007). Relativement aux années 1961–1990, on prévoit, dans la partie Est du Bouclier Boréal Canadien, une augmentation de la température moyenne annuelle de l'air de 2,6–3,1 °C d'ici 2041–2070 (Price *et al.* 2013). Généralement, la température du sol suit les mêmes tendances que la température de l'air, bien que les fluctuations de température du sol soient plus petites (Zhang *et al.* 2005; Qian *et al.* 2011; Bai *et al.* 2013). Par conséquent, les augmentations prévues de la température de l'air pourraient entraîner une augmentation de la température du sol (Sushama *et al.* 2006) ainsi qu'une diminution de la couverture neigeuse en hiver et au printemps (Qian *et al.* 2011). Au Québec, une augmentation de la température moyenne annuelle du sol de 1,18–1,98 °C est prévue pour la période 2040–2069, par rapport à la période 1971–2000, selon le modèle ForSTeM de Houle *et al.* (2012). De plus, il est probable que la fonte des neiges sera plus hâtive au printemps, soit jusqu'à un mois plus tôt (Houle *et al.* 2012). En effet, Houle *et al.* (2012) ont prévu que l'augmentation de l'humidité du sol se produirait un mois plus tôt d'ici 2050 dans la forêt boréale de l'Est du Canada, relativement à 1971–2000, en raison d'une fonte des neiges précoce. Cela aurait pour conséquence de rallonger la saison de croissance de la forêt boréale (Bai *et al.* 2013). Par exemple, Price *et al.* (2013) ont estimé une augmentation variant de 24 à 27 jours de la saison de croissance d'ici 2041–2070 par rapport à la période de 1961–1990, et ce, pour la forêt boréale de l'Est du Canada.

Le sol est une composante essentielle à considérer pour comprendre et prédire la croissance de la forêt boréale, particulièrement dans un contexte de changements climatiques. Cependant, l'augmentation des dépôts d'N et de la température pourrait avoir un impact au niveau du sol, entre autres sur la minéralisation de l'N (minN) (Contosta *et al.* 2011; Ma

et al. 2011), ce qui pourrait influencer la capacité du sol à maintenir et à supporter les écosystèmes boréaux.

1.3 Processus biogéochimiques de l'azote et formes d'azote disponible

Le cycle biogéochimique de l'N se compose d'un cycle externe et interne de l'N. Le cycle externe inclut les processus qui ajoutent (ex. les dépositions atmosphériques d'N) ou qui enlèvent (ex. le lessivage) de l'N des écosystèmes (Hart *et al.* 1994). Le cycle interne concerne les transformations chimiques de l'N et le transfert de l'N d'un pool écosystémique à l'autre (Hart *et al.* 1994). Cela inclut, par exemple, la minN, la nitrification, l'immobilisation de l'N et l'assimilation de l'N par les plantes (Hart *et al.* 1994) (Fig. 1). La minN se définit comme la transformation d'N-organique en N-inorganique (N-minéral), ou plus précisément, l'ammonification est la libération d'ammonium (NH_4^+) via la dégradation de composés organiques par des micro-organismes hétérotrophes (Hart *et al.* 1994; Machado 2005; Lupi *et al.* 2013) (Fig. 1). La nitrification est la transformation d'N-organique ou d'N- NH_4^+ en nitrite (NO_2^-), qui est alors converti en nitrate (NO_3^-) (Hart *et al.* 1994; Machado 2005; Lupi *et al.* 2013). L'immobilisation de l'N représente l'assimilation d'N-inorganique par les micro-organismes du sol (Hart *et al.* 1994; Machado 2005). La minéralisation brute de l'N (minN brute) est la quantité totale d'N-minéral libéré par les micro-organismes du sol, alors que la minéralisation nette de l'N (minN nette) représente la quantité d'N-minéral qui reste suite à l'immobilisation de l'N, et ce, à un temps donné (Hart *et al.* 1994; Machado 2005).

En raison du climat froid, les taux de décomposition et d'évapotranspiration sont relativement bas en forêt boréale, ce qui entraîne l'accumulation de la matière organique au sol avec le temps (Read *et al.* 2004). L'accumulation de la matière organique du sol (MOS) (avec une forte concentration en polyphénols) et les bas pH peuvent limiter la minN et surtout la nitrification, ce qui fait que la dépolymérisation des protéines (protéolyse) gagne de l'importance à mesure que le peuplement forestier vieillit (fin de succession) (Kielland *et al.* 2007; Näsholm *et al.* 2009; Lupi *et al.* 2013). Via les exoenzymes libérées par les micro-

organismes du sol et les plantes, la dépolymérisation permet de décomposer la MOS en de plus petits composés d’N-organique (acides aminés, acides nucléiques et sucres aminés) qui sont plus facilement assimilables par les microbes et les plantes (Lupi *et al.* 2013) (Fig. 1). Dans le sol des peuplements matures d’épinette noire ainsi que de pin sylvestre/épinette de Norvège, les acides aminés dominent le pool d’N disponible, c’est-à-dire que leurs concentrations excèderaient les concentrations en N-minéral de plusieurs fois (Näsholm *et al.* 1998; Kielland *et al.* 2006). Toutefois, la minN demeure importante en forêt boréale, particulièrement dans les microsites plus riches en N où une quantité substantielle d’ammonium, et parfois même de nitrate, est minéralisée et diffuse ensuite vers les microsites plus pauvres en N et les racines (Schimel et Bennett 2004). L’N-NH₄⁺ constitue généralement la forme N-minéral majoritaire dans les sols acides et relativement peu fertiles des peuplements matures de conifères (Högberg *et al.* 2006; Lupi *et al.* 2012a; Lupi *et al.* 2013), alors que les concentrations en N-NO₃⁻ et les taux de nitrification sont typiquement faibles en forêt boréale (Persson et Wirén 1995; Rudebeck et Persson 1998; Kielland *et al.* 2006; Lupi *et al.* 2012a; Shenoy *et al.* 2013).

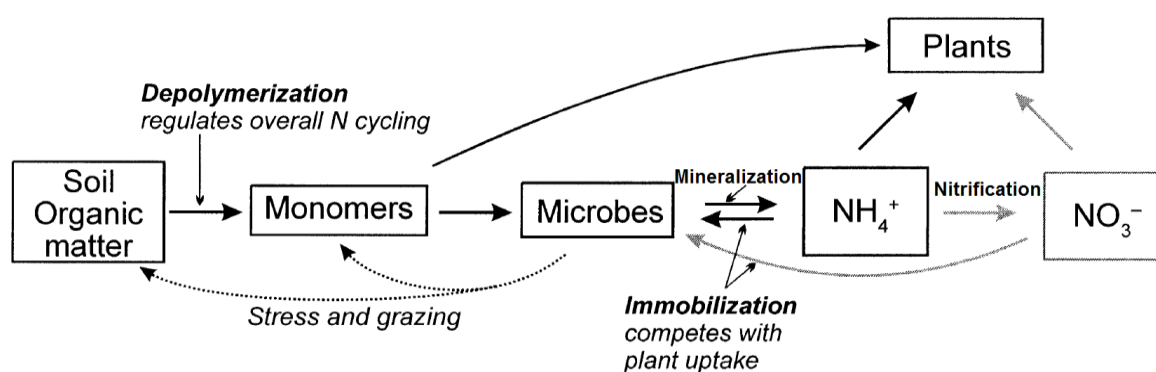


Figure 1. Cycle biogéochimique interne de l’N [adaptée de Schimel et Bennett (2004)].

1.4 Absorption et assimilation des formes d’N – le cas de l’épinette noire

À plus petite échelle, c’est-à-dire au niveau des microagrégats du sol, la majeure partie de l’N disponible est assimilée par les microbes (ils sont plus près du site d’action des exoenzymes) (Chapin *et al.* 2002). Par contre, les plantes peuvent « gagner » la compétition (contre les microbes) à plus grande échelle en interceptant l’N qui diffuse entre les microsites

riches et pauvres en N, et elles sont particulièrement plus compétitives quand leurs racines sont mycorhizées et quand la distance entre ces microsites est relativement grande (Jingguo et Bakken 1997; Schimel et Bennett 2004).

Les racines des plantes ont la capacité d'absorber l'N-minéral sous la forme d'ammonium et de nitrate (Persson *et al.* 2006). C'est en autres le cas de l'épinette noire qui a la capacité d'absorber à la fois l'N-NH₄⁺ et l'N-NO₃⁻, mais qui a une préférence pour l'N-NH₄⁺ (Islam et Macdonald 2009; Shenoy *et al.* 2013). En effet, alors que l'N-NH₄⁺ est absorbé via un transport transmembranaire passif, l'absorption de l'N-NO₃⁻ nécessiterait un transport actif, c'est-à-dire que de l'énergie (ATP) est nécessaire pour son passage transmembranaire (plasmalemma des cellules du rhizoderme et de l'exoderme de la racine) (Miller et Cramer 2004). De plus, l'assimilation de l'N-NO₃⁻ nécessite plus d'énergie que celle de l'N-NH₄⁺ puisque les ions de NO₃⁻ doivent d'abord être réduits en ions NO₂⁻ puis en ions NH₄⁺ (Miller et Cramer 2004).

Les plantes ont aussi la capacité d'absorber les petits composés d'N-organique tels les acides aminés (Näsholm *et al.* 2009). Les conifères de la forêt boréale comme l'épinette noire comblent généralement une partie importante de leurs besoins en N en absorbant des N-organiques dont l'absorption peut être grandement facilitée par des associations ectomycorhiziennes (Read *et al.* 2004; Mayor *et al.* 2012). Dans de vieilles forêts, Kielland *et al.* (2006) ont observé que l'absorption d'acides aminés par les épinettes noires était environ 4 fois plus grande que celle de l'ammonium, ce qui semblait être expliqué par la proportion de la concentration relative de ces formes d'N dans le sol. Les grands taux d'absorption d'acides aminés pourraient également être dus au fait que les champignons ectomycorhiziens de la forêt boréale sont mieux adaptés, par rapport à ceux d'autres biomes, pour mobiliser de l'N provenant de sources organiques (Read *et al.* 2004). Entre autres, il a été démontré que les souches du genre *Suillus* (des champignons ectomycorhiziens présents en forêt boréale) provenant de sols riches en N-organiques avaient une activité de protéase sécrétée significativement plus élevée que les souches provenant de sols pauvres en N-organiques (Rineau *et al.* 2016).

1.5 Sensibilité de la minéralisation de l'azote

La minN est souvent évaluée comme elle représente un indice de la quantité d'N disponible pour les végétaux et les micro-organismes du sol (Hart *et al.* 1994; Schimel et Bennett 2004). De plus grands taux de minN fourniraient plus d'N-minéral, augmentant ainsi la quantité d'N-minéral disponible pour les plantes (D'Orangeville *et al.* 2013). Les taux de minN dépendent de plusieurs facteurs [ex. disponibilité en N-organiques dissous (Chapin *et al.* 2002)] dont certains sont influencés par le réchauffement climatique et les activités anthropiques comme les dépositions d'N et la température du sol (Galloway *et al.* 2004; Houle *et al.* 2012). En outre, il s'avère difficile de prévoir les effets de ces facteurs sur la minN et la forêt boréale puisqu'ils pourraient interagir de façons complexes.

Dans un écosystème limité par la disponibilité de l'N, une augmentation des dépositions atmosphériques d'N pourrait augmenter la quantité d'N disponible pour les plantes (D'Orangeville *et al.* 2013). En outre, une plus grande déposition d'N permettrait d'augmenter l'activité microbienne temporairement, conduisant ainsi à une plus grande minéralisation de la MOS (Aber *et al.* 1998; Lovell et Hatch 1998; Ma *et al.* 2011).

La température est un facteur important qui régule un grand nombre de processus biogéochimiques, comme la minN (Li *et al.* 2014). De même, la température affecte la disponibilité de l'N (Melillo *et al.* 2011). Selon la méta-analyse effectuée par Bai *et al.* (2013), la majorité des recherches démontrent que l'augmentation de la température du sol a un effet sur la minN, mais cet effet diffère quant à sa direction et à sa magnitude selon les études. En général, l'élévation des températures augmente l'activité des micro-organismes et de leurs enzymes (Cookson *et al.* 2007; Ruifang *et al.* 2007), stimulant ainsi la décomposition de la MOS et la minN brute (Bai *et al.* 2013). Néanmoins, l'augmentation de la minN en réponse à l'augmentation des températures pourrait parfois être annulée par une diminution de la teneur en eau du sol (Liu *et al.* 2009; Verburg *et al.* 2009).

1.6 Importance et objectif de l'étude

Pour pouvoir mieux prédire la productivité future de la forêt boréale, il est essentiel de connaître l'impact des changements climatiques sur la disponibilité de l'N dans les sols (Melillo *et al.* 2011). Cependant, les interactions entre les régulateurs de la minN sont encore peu comprises. De plus, les effets à moyen et à long terme du réchauffement du sol et de l'augmentation des dépôts d'N sur la minN sont peu connus. Finalement, comparativement à la minN nette, la minN brute a peu été évaluée en forêt boréale (Bai *et al.* 2013), bien que celle-ci représente davantage la quantité d'N-minéral qui est disponible à l'ensemble du réseau trophique, soit de la bactérie à la végétation (Hart *et al.* 1994). Ainsi, plus de recherches sur le sujet sont nécessaires pour combler ce manque en connaissances. L'objectif de l'expérience était donc d'évaluer les effets d'un réchauffement du sol et de l'augmentation des dépôts d'N sur les taux de minN nette et brute des sols boréaux, et ce, après huit et neuf ans d'application des traitements. Nous avons émis l'hypothèse que les taux de minN nette et brute seraient augmentés par l'augmentation des dépôts d'N ainsi que par l'augmentation de ~ 4 °C de la température du sol d'avril à juillet. Également, nous avons émis l'hypothèse qu'il y aurait un effet interactif entre les dépôts d'N et la température du sol sur la minN nette et brute.

2 MÉTHODOLOGIE

2.1 Sites d'étude

L'étude a été effectuée sur deux sites du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc du Québec (Fig. A1 de l'Annexe A). Le site Simoncouche, abrégé SIM, est situé dans la Forêt d'Enseignement et de Recherche Simoncouche près de la Réserve faunique des Laurentides [N48.21586° W071.24152°; 385 m au-dessus du niveau de la mer (a.s.l.)]. Le site Bernatchez, situé à une plus haute altitude et abrégé BER, se trouve dans les Monts-Valin, tout près du Lac Bernatchez (N48.86502° W070.34120°; 597 m a.s.l.). Chaque site est caractérisé par un peuplement d'épinette noire [*Picea mariana* (Miller) BSP] équien issu de feux de forêt. À SIM, le peuplement aurait pris naissance après le feu de 1922 (De Barba *et al.* 2016), alors qu'à BER, les feux auraient ravagé la forêt autour de 1865–1870

(Lupi *et al.* 2012a). Dans ces sites, la végétation au sol est surtout composée de mousses [*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.] et de *Sphagnum* sp. (Dao *et al.* 2015). De plus, la végétation de sous-bois est bien représentée par *Cornus canadensis* L., *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd, *Gaultheria hispidula* (L.) Muhl. ex Bigelow et *Kalmia angustifolia* L. Il y a aussi d'autres végétaux propres à chaque site, comme *Clintonia borealis* (Aiton) Raf. qui se retrouve seulement à SIM.

Les peuplements sont implantés dans un milieu où les pentes sont plus ou moins fortes (8% – 17%) sur un till glaciaire épais et indifférencié comme matériel parental (Lupi *et al.* 2012a). Le drainage à SIM et à BER varie selon les saisons et la topographie. Entre autres, le drainage est classé mauvais lors de la fonte des neiges (sol gelé) et dans les bas des pentes, mais bon aux endroits plus élevés en saisons estivale et automnale. Le sol, pour les deux sites, est de l'ordre Podzolique avec un humus de type mor (Rossi *et al.* 2013). L'horizon LFH (litière+fibrique+humique) atteint en moyenne 10 et 18 cm de profondeur à SIM et à BER, respectivement (Rossi *et al.* 2013). Dans la couche organique, l'N total varie de 6,8 à 12,8 g kg⁻¹, mais il est en plus grande quantité à SIM (Lupi *et al.* 2012a). Ainsi, comparativement à BER, le ratio C:N est plus petit à SIM, mais il varie entre 30 et 65 aux deux sites (Lupi *et al.* 2012a). À SIM et à BER, la quantité d'N sous forme minérale de l'horizon F varie de 4 à plus de 100 mg kg⁻¹, avec une moyenne de 17 mg kg⁻¹.

Le climat aux deux sites est continental, caractérisé par des hivers longs et froids et des étés courts et frais. La température moyenne annuelle de l'air est de 1,9 °C à SIM et de 0,2 °C à BER (Rossi *et al.* 2011a). De mai à septembre, la température moyenne de l'air est de 13,3 °C et de 11,4 °C à SIM et à BER, respectivement (Rossi *et al.* 2011a). À cette même période, les précipitations atteignent 401,8 mm à SIM et 425,4 mm à BER (Rossi *et al.* 2011b; Lupi *et al.* 2012a). Le couvert de neige est généralement présent de novembre à mai et est complètement fondu à SIM [jour julien (DOY) : 120] 20 jours plus tôt qu'à BER (DOY : 140) (De Barba *et al.* 2016). La couverture neigeuse maximale atteint 108 cm et 132 cm à

SIM et BER, respectivement (Rossi *et al.* 2011b). Par conséquent, la saison de croissance à BER est ~15 jours moins longue qu'à SIM (Boulouf Lugo *et al.* 2012).

2.2 Dispositifs expérimentaux

Aux deux sites, 12 parcelles (12 m × 12 m) ont été délimitées à l'intérieur d'une région de 60 m × 60 m (Lupi *et al.* 2012a). Dans chaque parcelle d'étude, une épinette noire a été sélectionnée pour recevoir les traitements. Pour plus d'informations sur la sélection des arbres, voir Lupi *et al.* (2012a) et Rossi *et al.* (2011b).

Les dispositifs ont été mis en place en 2008 (Lupi *et al.* 2012a, 2012b). Au total, 24 unités expérimentales étaient entretenues : 2 traitements de température × 2 traitements d'ajouts d'N × 2 sites × 3 répétitions. Pour faciliter l'appellation et la visualisation, quatre catégories de parcelles ont été nommées selon l'application des traitements : N_d (augmentation des dépositions d'N), T° (augmentation de la température du sol), N_dT° (augmentation des dépositions d'N et de la température du sol) et Ctl (contrôle) (Fig. 2). Ainsi, chaque catégorie de parcelles expérimentales se retrouve trois fois par site.

Pour les traitements d'ajouts d'N, une buse a été installée dans toutes les parcelles (N_d, T°, N_dT° et Ctl) au-dessus de la canopée de l'épinette noire sélectionnée de façon à arroser dans un rayon de 3 m par rapport à la tige (Lupi *et al.* 2012a). Afin d'éviter les périodes de gel, l'arrosage s'est effectué entre le mois de juin et septembre avec un taux d'application d'environ 2 mm de pluie artificielle par semaine (Lupi *et al.* 2012a). Les parcelles Ctl et T° ont été arrosées avec de la pluie artificielle ayant une composition chimique semblable à la pluie naturelle qui tombe sur cette région (Duchesne et Houle 2006, 2008) (Tableau B1 de l'Annexe B). Dans le cas des parcelles N_d et N_dT°, les concentrations en NH₄⁺ et en NO₃⁻ de la pluie artificielle ont été triplées (Lupi *et al.* 2012a) (Tableau B1 de l'Annexe B). Cela correspond à une augmentation d'environ 50% des dépositions atmosphériques d'N par année, c'est-à-dire à un ajout de 0,35–0,5 kg N ha⁻¹ an⁻¹ dans des forêts qui reçoivent

naturellement $0,7\text{--}1 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Rossi *et al.* 2013). Les arrosages se sont poursuivis de 2008 jusqu'en 2016 à SIM, alors qu'à BER ils se sont arrêtés en septembre 2014.

Pour les parcelles soumises à une augmentation de la température du sol, c'est-à-dire les parcelles T° et N_dT°, des câbles chauffants ont été installés dans le sol à une profondeur de 10–20 cm, où se trouve une grande partie des racines de l'épinette noire (Strong et La Roi 1983; Gagnon 2002). Cette installation s'est effectuée durant l'automne 2007, en coupant le sol verticalement avec une pelle et un couteau pour faire d'étroites tranchées (Lupi *et al.* 2012a). Les câbles y ont été insérés de façon circulaire (en faisant une spirale) à une distance de 90–200 cm autour du collet de l'épinette noire sélectionnée, laissant 30 cm entre les anneaux de câbles (Lupi *et al.* 2012a, 2012b). Puis, le sol a été remis en place (Lupi *et al.* 2012a). Afin de prendre en compte l'effet que pouvait avoir l'installation des câbles sur le sol (perturbation) et sur les racines (dommages), des câbles ordinaires (non chauffants) ont été installés de la même façon dans les parcelles non chauffées (Ctl et N_d) (Lupi *et al.* 2012a). La température du sol des parcelles T° et N_dT° était augmentée d'environ 4 °C (versus normal) d'avril jusqu'à la fin juillet de 2008 à 2016 (Fig. C1 de l'Annexe C), ainsi le dégel du sol et la fonte du couvert de neige se produisaient plus tôt dans ces parcelles. De plus, pour mieux représenter les différences naturelles de températures entre les deux sites, le chauffage a débuté deux semaines plus tard à BER (site à plus haute altitude) qu'à SIM (Lupi *et al.* 2010, 2012a) (Fig. C1 de l'Annexe C). Une génératrice au diesel, installée à 200 m du site, servait à fournir l'énergie électrique nécessaire aux câbles chauffants (Lupi *et al.* 2012a). Pour en savoir plus sur le contrôle de la température du sol des parcelles et l'appareillage utilisé, se référer à Lupi *et al.* (2012a).

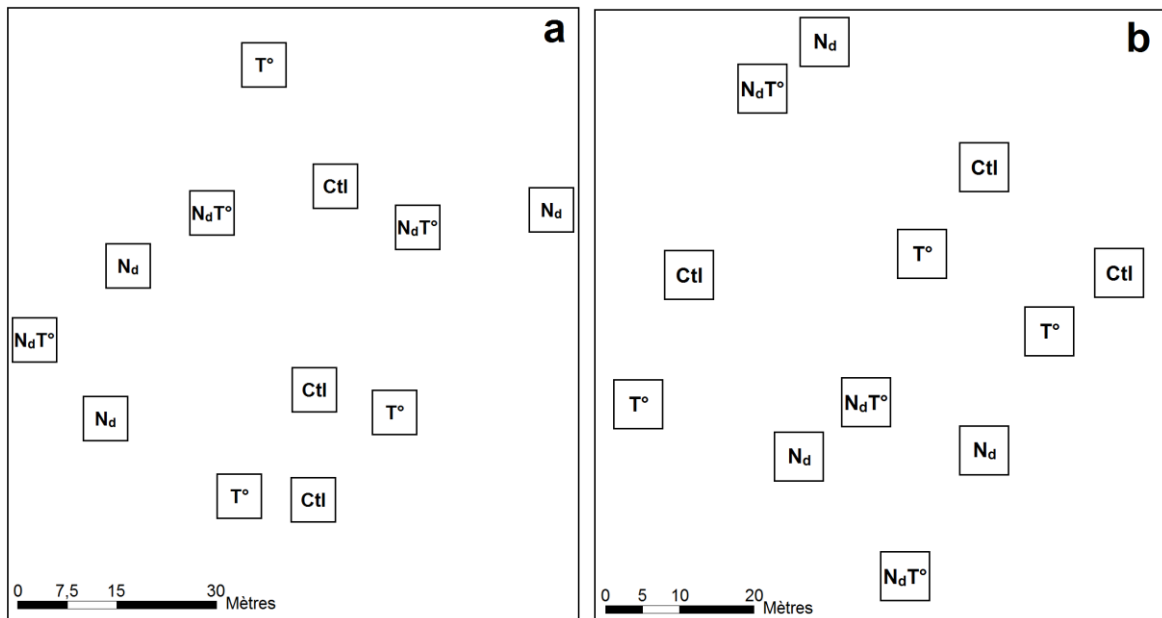


Figure 2. Disposition des parcelles expérimentales à a) SIM et à b) BER. Les parcelles illustrées (carrés) ont été centrées selon les coordonnées GPS notées pour chaque épinette noire sélectionnée et traitée. Selon l'application des traitements, les parcelles ont été nommées ainsi : Nd (augmentation des dépôts d'N), T° (augmentation de la température du sol), NdT° (augmentation des dépôts d'N et de la température du sol) et Ctl (contrôle).

2.3 La minéralisation nette de l'N

Les taux de minN nette ont été évalués à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements par la méthode des *buried bag incubations* (incubations de sacs enfouis) décrite par Davidson *et al.* (1990b) et Hart *et al.* (1994).

Dans chacune des parcelles, un échantillon de l'horizon F (fibrique) a été prélevé à moins de 2 m (dans la région des câbles) de l'épinette noire traitée puis trié et homogénéisé manuellement. Le triage consistait à éliminer les roches et les débris végétaux comme les branches, les cônes, les feuilles fraîches et les racines grossières (les racines fines n'étaient pas enlevées afin de conserver le sol de la rhizosphère). Ensuite, un sous-échantillon de sol (environ 5 g de poids sec) a été transféré dans une bouteille contenant 100 ml d'une solution de chlorure de potassium (KCl) 2 M afin de pouvoir extraire l'azote sous forme d'ammonium

(N-NH₄⁺) au temps initial (temps 0). L'échantillon de sol restant a été mis dans un sac de polyéthylène (~0,030 mm d'épaisseur) puis celui-ci a été refermé, enterré dans le trou laissé par le prélèvement, et recouvert de l'horizon de surface (L). Le sac de sol a été déterré environ une trentaine de jours plus tard puis l'N-NH₄⁺ a été extrait de la même façon (temps *t*). Toutes les bouteilles d'extraction étaient gardées au froid (~2 °C) jusqu'à la filtration. D'autres sous-échantillons de sol ont été récoltés avant et après l'incubation pour mesurer les teneurs en eau gravimétriques du sol (séchage à 65 °C pour réduire la volatilisation et la dénaturation de la MOS) (Sheppard et Addison 2008; Topp *et al.* 2008).

Ces mêmes étapes ont été répétées onze fois, c'est-à-dire onze incubations (*buried bag*) ont été réalisées en 2015–2016 dans chacune des parcelles. En fait, cinq incubations de ~30 jours ont été effectuées une à la suite de l'autre de mai à octobre 2015, de même que de mai à octobre 2016. Également, une incubation d'environ 210 jours, s'étendant de la fin octobre 2015 jusqu'à mai 2016, a été effectuée pour couvrir la période de gel.

Au laboratoire, le poids sec du sol dans la bouteille d'extraction a été déterminé. Ensuite, les bouteilles ont été brassées (~130 rpm) pendant 60 min, ce qui permet le remplacement complet de l'N-NH₄⁺ par l'ion potassium (K⁺) sur les sites d'échanges cationiques du sol. Par la suite, le contenu des bouteilles a été filtré (papier filtre No. 1; Whatman Inc., Little Chalfont, UK) et les extraits de sol ont été conservés au congélateur (-19 °C) jusqu'à l'analyse. Les filtrats 2015 ont été envoyés à l'Université de Sherbrooke afin de déterminer la concentration en N-NH₄⁺ par colorimétrie en utilisant la méthode au nitroprusside-hypochlorite-salicylate (Mulaney 1996) et un Technicon AutoAnalyser II (Pulse Instrumentation Ltd, Saskatoon, CAN). Les extraits de sol 2016 ont été envoyés au Laboratoire de chimie organique et inorganique de la Direction de la recherche forestière (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs) et l'N-NH₄⁺ a été dosé par colorimétrie avec un QuikChem 8500 (Lachat Instruments, Milwaukee, USA). Puis, pour calculer les taux de minN nette à chacune des périodes d'incubation, l'Équation 1 a été utilisée (Hart *et al.* 1994).

$$m_N = \frac{[N-NH_4^+]_t - [N-NH_4^+]_0}{t} \quad (1)$$

où

m_N = taux de minéralisation nette de l'N (mg N-NH₄⁺ kg⁻¹ sol jour⁻¹) ;

t = temps d'incubation (jour);

$[N-NH_4^+]_0$ = concentration totale de N-NH₄⁺ (mg kg⁻¹ sol) au temps 0;

$[N-NH_4^+]_t$ = concentration totale de N-NH₄⁺ (mg kg⁻¹ sol) au temps t .

2.4 La quantité nette cumulée d'N-NH₄⁺ minéralisé

Comme les incubations de sacs enfouis (*buried bag*) se sont déroulées en continu sur une période de 525 jours (à chaque fois qu'un sac de sol était récolté un nouveau sac était enfoui dans la parcelle), les données de taux de minN nette ont pu être utilisées pour calculer la quantité nette (cumulée) d'N-NH₄⁺ minéralisé sur les 525 jours.

2.5 La minéralisation brute de l'N

Les taux de minN brute ont été évalués à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements à l'aide d'une méthode de dilution isotopique semblable à celle décrite par Davidson *et al.* (1991) et Hart *et al.* (1994). En résumé, il s'agit d'injecter du ¹⁵N (isotope azote 15) sous la forme de ¹⁵N-NH₄⁺ dans l'échantillon de sol et d'évaluer le taux de dilution (diminution) de la fraction de ¹⁵N-NH₄⁺ du pool de N-NH₄⁺ à mesure que les micro-organismes ajoutent (en minéralisant du ¹⁴N-organique) du ¹⁴N-NH₄⁺ (Davidson *et al.* 1991). Cette méthode dépend de trois suppositions faites par Kirkham et Bartholomew (1954) : (1) les micro-organismes ne discriminent pas entre le ¹⁵N et le ¹⁴N; (2) le ¹⁵N peut être immobilisé lors de l'incubation, mais pas reminéralisé (de courtes périodes d'incubation sont nécessaires); et (3) les taux de transformation de l'N demeurent constants durant l'incubation.

Pour chacune des parcelles, comme pour la méthode des *buried bags*, l'horizon F a été échantillonné, trié et homogénéisé. L'échantillon de sol (150–200 g) a ensuite été transféré dans un sac de polyéthylène (~0,044 mm d'épaisseur) et étalé de sorte à augmenter sa surface. Préalablement, une solution de sulfate d'ammonium $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$ de 15 mg N L⁻¹, où 98% de l'N est marqué en ¹⁵N, avait été préparée. À l'aide d'une seringue et d'une aiguille 30G½ (Becton Dickinson & Co, Franklin Lakes, USA), 4 ml de la solution de sulfate d'ammonium a été étalé par fines gouttes sur le sol et puis bien mélangé avec celui-ci. Ensuite, un sous-échantillon de sol (environ 5 g de poids sec) a été placé dans une bouteille (temps 0) contenant une solution (100 ml) de KCl 2 M (l'heure était notée), et ce, après 15 min puisqu'il est recommandé de laisser agir les processus de consommation abiotique du ¹⁵N-NH₄⁺ (Davidson *et al.* 1991). Ce prélèvement sert à connaître la concentration en N-NH₄⁺ et l'atome % de ¹⁵N au temps 0. Le sac de sol a été refermé et enterré dans le trou laissé par le prélèvement sous l'horizon L. Après environ 24 h, le sac a été récolté et un autre sous-échantillon du sol a été transféré dans une bouteille (temps *t*) de KCl 2 M (l'heure était notée). Cela permet de connaître la concentration en N-NH₄⁺ et l'atome % de ¹⁵N après 24 h d'incubation (temps *t*). Les bouteilles d'extraction ont été conservées au froid (~2 °C) jusqu'à la filtration. D'autres sous-échantillons de sol ont été prélevés avant et après l'ajout de la solution d'¹⁵N ainsi qu'après 24 h pour déterminer les teneurs en eau gravimétriques du sol (séchage à 65 °C) et vérifier que celles-ci ne soient pas trop affectées par l'ajout de la solution (l'injection a augmenté la teneur en eau gravimétrique de 0,2% en moyenne). De plus, la teneur en eau volumétrique de l'horizon F a été mesurée sur le terrain avec une sonde GS3 (Decagon Devices, Inc., Pullman, USA).

Ces étapes pour la dilution isotopique du ¹⁵N ont été répétées deux fois durant l'année à la fois en 2015 et en 2016 pendant la période de chauffage : une incubation a eu lieu en juin et une autre en juillet. Généralement, les taux de minN brute à BER étaient évalués 1–2 semaines plus tard qu'à SIM afin de mieux synchroniser l'échantillonnage avec la phénologie de l'épinette noire (le début de la saison de croissance commence plus tard à BER) (De Barba *et al.* 2016).

Au laboratoire, les bouteilles d'extraction ont été brassées (et pesées) ainsi que filtrées comme à la méthode précédente et les filtrats de sol ont été conservés au congélateur (-19 °C) jusqu'à l'analyse. Pour extraire l' N-NH_4^+ des filtrats de sol et mesurer l'*atome* % de ^{15}N , une méthode de diffusion semblable à celle décrite par Brooks *et al.* (1989), Hart *et al.* (1994) ainsi que Paré et Bedard-Haughn (2012) a été utilisée. D'abord, 10 μl d'hydrogénosulfate de potassium (KHSO_4) 2,5 M a été pipeté sur un papier filtre (No. 3; Whatman Inc., Little Chalfont, UK) de 7 mm de diamètre. Celui-ci a ensuite été scellé entre deux rubans de Téflon (Rona X-Pert; Rona Inc., Boucherville, CAN). Le papier filtre a alors été placé dans une bouteille Nalgene hermétique de 60 ml (polyéthylène de haute densité; VWR International, Mississauga, CAN) dans laquelle 20 ml de filtrat de sol et environ 0,3 g d'oxyde de magnésium (MgO) avaient été ajoutés. Le MgO rend la solution basique, ce qui transforme l' N-NH_4^+ en N-NH_3 (gaz) qui est alors capturé par le papier filtre acide (Hart *et al.* 1994). Après sept jours de brassage (~45 rpm), le papier filtre a été séché à l'étuve (50 °C pendant 1 h) puis manuellement inséré (sans le Téflon) dans une capsule Tin (D1008; Elemental Microanalysis Ltd, Okehampton, UK). Celle-ci a ensuite été placée dans une plaque microtitre. Les échantillons ont été envoyés au *Stable Isotope Facilities* de l'Université de la Saskatchewan pour évaluer l'*atome* % de ^{15}N et la concentration en N-NH_4^+ en utilisant un analyseur élémentaire Costech ECS 4010 (Costech Analytical Technologies, Inc., Valencia, USA) couplé à un spectromètre de masse de rapport isotopique Delta V avec une interface ConFlo IV (Thermo Scientific, Bremen, GER). Pour les échantillons 2015, l' N-NH_4^+ a été dosé par colorimétrie (Mulvaney 1996) à l'Université de Sherbrooke avec un Technicon AutoAnalyser II (Pulse Instrumentation Ltd, Saskatoon, CAN). Les taux de minN brute ont été calculés à partir de l'Équation 2 (Hart *et al.* 1994). Parallèlement, la méthode de dilution isotopique du ^{15}N a aussi permis d'estimer les taux d'immobilisation de l' N-NH_4^+ à l'aide de l'Équation 3 (Hart *et al.* 1994).

$$m_B = \frac{[\text{N-NH}_4^+]_0 - [\text{N-NH}_4^+]_t}{t} * \frac{\log \frac{APE_0}{APE_t}}{\log \frac{[\text{N-NH}_4^+]_0}{[\text{N-NH}_4^+]_t}} \quad (2)$$

$$i = m_B - m_N \quad (3)$$

où

m_B = taux de minéralisation brute de l'N (mg N-NH₄⁺ kg⁻¹ sol jour⁻¹) :

i = taux d'immobilisation de N-NH₄⁺ (mg N-NH₄⁺ kg⁻¹ sol jour⁻¹);

t = temps d'incubation (jour);

APE_0 = % de ¹⁵N-NH₄⁺ en excès du pool de N-NH₄⁺ au temps 0

APE_t = % de ¹⁵N-NH₄⁺ en excès du pool de N-NH₄⁺ au temps t

où APE = le % de ¹⁵N-NH₄⁺ du pool de N-NH₄⁺ enrichi en ¹⁵N-NH₄⁺ moins

(-) le % de ¹⁵N-NH₄⁺ du pool avant l'ajout de ¹⁵N-NH₄⁺;

[N-NH₄⁺]₀ = concentration totale de N-NH₄⁺ (mg kg⁻¹ sol) au temps 0;

[N-NH₄⁺] _{t} = concentration totale de N-NH₄⁺ (mg kg⁻¹ sol) au temps t ;

m_N = taux de minéralisation nette de l'N (mg N-NH₄⁺ kg⁻¹ sol jour⁻¹) (Équation 1).

2.6 Le pH au CaCl₂

Après chaque incubation, un échantillon de sol de l'horizon F a été conservé pour chaque parcelle. Les échantillons ont été séchés à l'air ambiant en 2015 et à l'étuve (65 °C) en 2016. Ensuite, pour chacune des années, tous les échantillons prélevés dans la même parcelle à différentes dates ont été mélangés pour former un échantillon composite par parcelle qui allait servir à déterminer le pH. Le pH de chaque échantillon a été déterminé selon la méthode pour les sols organiques de Hendershot *et al.* (2008) avec une solution de chlorure de calcium (CaCl₂) 0,01 M et un ratio sol : solution de 1 : 10.

2.7 Analyses statistiques

D'abord, afin de respecter les postulats de normalité et d'homogénéité des variances, il a fallu effectuer une transformation logarithmique pour les données de taux de minN brute, de taux d'immobilisation de l'N, de quantité nette cumulée d'N-NH₄⁺ minéralisé et de taux de minN nette. Toutefois, dans le cas des taux de minN nette, certaines données (37 données

sur 264) étaient négatives et n'ont pas pu être utilisées pour les analyses subséquentes en raison de la transformation logarithmique. Aucune autre transformation ne permettait d'obtenir une distribution normale des données de taux de minN nette. Il n'a pas été nécessaire de transformer les données de pH (postulats respectés).

Des régressions linéaires ont confirmé qu'il y avait une relation (négative) entre les taux de minN nette et la teneur en eau gravimétrique du sol ($R^2 = 0,036$, $P = 0,004$) et une relation (positive) entre les taux de minN brute et la teneur en eau volumétrique du sol ($R^2 = 0,045$, $P = 0,039$). Comme les teneurs en eau ne sont pas réellement affectées par les traitements, il a été convenu qu'il était préférable d'inclure, en tant que covariables, les teneurs en eau gravimétrique et volumétrique dans les modèles des taux de minN nette et des taux de minN brute, respectivement. Les teneurs en eau gravimétrique et volumétrique du sol n'interagissaient pas significativement avec les autres facteurs, respectant ainsi le postulat d'homogénéité des pentes de régression (Quinn et Keough 2002). Pour tester les effets principaux et les interactions entre les facteurs, une analyse de la covariance (ANCOVA) (basée sur les sommes des carrés de Type-III) a été effectuée sur les données (transformées) de taux de minN nette et brute. Dans le cas de la quantité nette cumulée d' N-NH_4^+ minéralisé, des taux d'immobilisation de l' N et du pH, une analyse de la variance (ANOVA) (basée sur les sommes des carrés de Type-III) a été réalisée. Les facteurs *site* (SIM vs BER), *dépositions d'N* (ajouts vs sans ajout d'N), *température du sol* (sol chauffé vs non chauffé) et, selon les cas, les facteurs *date* (11 périodes d'incubation), *année* (2015 vs 2016) ainsi que *mois* (juin vs juillet) étaient considérés comme catégoriques (nominaux) fixes dans le modèle ainsi que croisés entre eux (croisements doubles seulement). Les facteurs *date*, *année* et *mois* ont été définis comme catégoriques puisqu'ils représentent plus que des différences temporelles, mais aussi des différences climatiques et spatiales; l'échantillon était prélevé à un nouvel endroit de la parcelle à chaque fois.

Finalement, des tests *a posteriori*, HSD de Tukey ou *t* de Student, ont été effectués lorsqu'il y avait des effets significatifs. Les seuils de significativité ont été fixés à $\alpha = 0,05$.

Le logiciel JMP Pro 11 (SAS Institute, Cary, USA) a été utilisé pour effectuer toutes les analyses statistiques mentionnées.

3 RÉSULTATS

3.1 La minéralisation nette de l'N

Les ajouts d'N ont eu un effet significatif sur la minN nette durant la période à l'étude. En fait, l'effet des ajouts d'N sur les taux de minN nette différait selon la date d'incubation (dépôts N : $P > 0,05$, date \times dépôts N : $P = 0,009$) (Tableau D1 de l'Annexe D). Plus spécifiquement, les ajouts d'N ont augmenté significativement les taux de minN nette seulement à la date 2 (fin juin à fin juillet 2015) et 4 (fin août à fin septembre 2015), comme l'illustre la Figure 3. Parallèlement, l'élévation de la température du sol n'a eu aucun effet sur les taux de minN nette ($P > 0,05$) (Fig. 4b). De plus, la combinaison *dépôts d'N* \times *température du sol* n'a pas eu d'effets interactifs sur les taux de minN nette ($P > 0,05$) (Fig. 4c). Les taux de minN nette différaient significativement entre les sites et étaient en moyenne 64% plus faibles à BER par rapport à SIM ($P < 0,0001$) (Fig. 4d). Également, les taux de minN nette ont varié avec les saisons et étaient en moyenne 92% plus faibles durant l'hiver (incubation allant de fin octobre à mai) par rapport au taux moyen des autres mois ($P < 0,0001$).

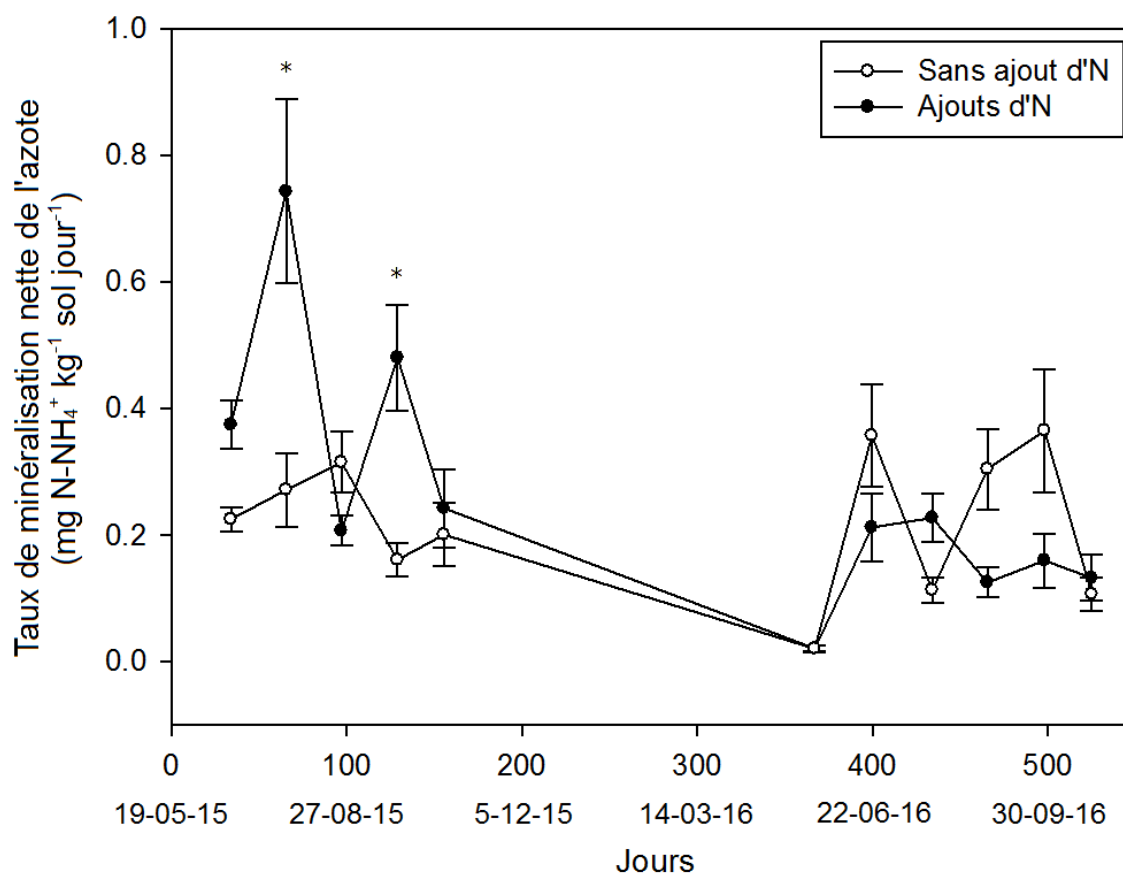


Figure 3. Effets de l'interaction entre les dépositions d'N et la date sur les taux moyens de minéralisation nette de l'N du sol (horizon F) sur une période de 525 jours, et ce, après 8 et 9 ans de traitements. L'axe des abscisses présente les jours depuis le début des incubations (jour 0) et la date correspondante. Chaque point du graphique a été placé à la fin de chaque période d'incubation (*buried bag*) et représente donc les taux moyens \pm SE (issus de l'ajustement du modèle) mesurés pour la période complète (d'environ 30 jours) à partir du point précédent (les valeurs regroupent les deux sites). Les ajouts d'N correspondent à une augmentation de 50% des dépositions d'N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Les astérisques indiquent les différences significatives entre les traitements selon le test *t* de Student.

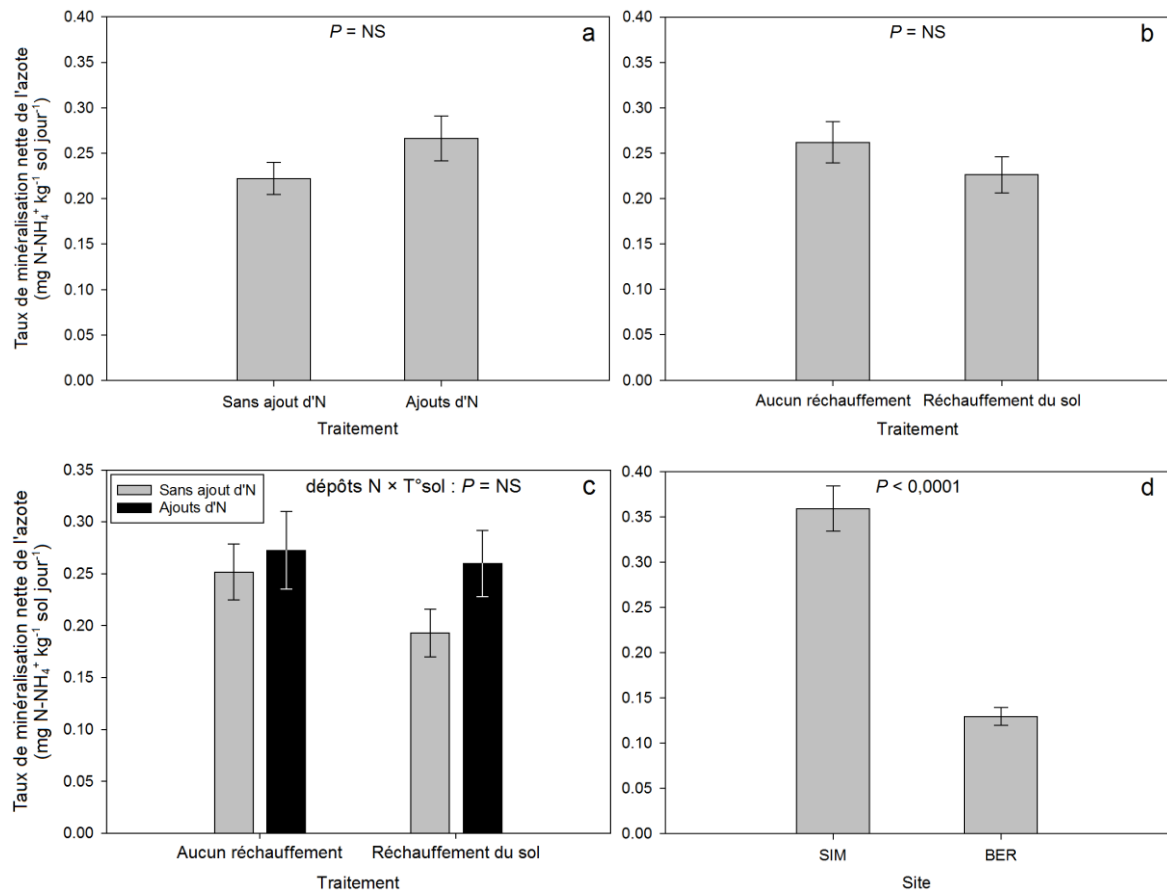


Figure 4. Effets des facteurs à l'étude, c'est-à-dire a) les dépôts d'N, b) la température du sol, c) l'interaction *dépôts d'N × température du sol* et d) le site, sur les taux de minéralisation nette de l'N du sol (horizon F) évalués à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements en forêt boréale. Les ajouts d'N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépôts d'N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le réchauffement du sol (b, c) correspond quant à lui à une augmentation d'environ 4 °C de la température du sol, et ce, d'avril à juillet. Les barres représentent les moyennes ± SE des valeurs issues de l'ajustement du modèle. Note : NS = non significatif, dépôts N = dépôts d'azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.

3.2 La quantité nette cumulée d' N-NH_4^+ minéralisé

Durant la période d'étude, les facteurs dépositions d' N ($P > 0,05$) (Fig. 5a) et température du sol ($P > 0,05$) (Fig. 5b) n'ont pas eu d'effet significatif sur la quantité nette d' N-NH_4^+ minéralisé (Tableau D2 de l'Annexe D). De plus, la combinaison *dépositions d' N \times température du sol* n'a pas eu d'effets interactifs sur cette variable ($P > 0,05$) (Fig. 5c). Parallèlement, le site a eu un effet significatif sur la quantité nette cumulée d' N-NH_4^+ minéralisé ($P = 0,024$) (Fig. 5d). En moyenne, 62% moins d' N-NH_4^+ a été minéralisé (minN nette cumulée) à BER par rapport à SIM.

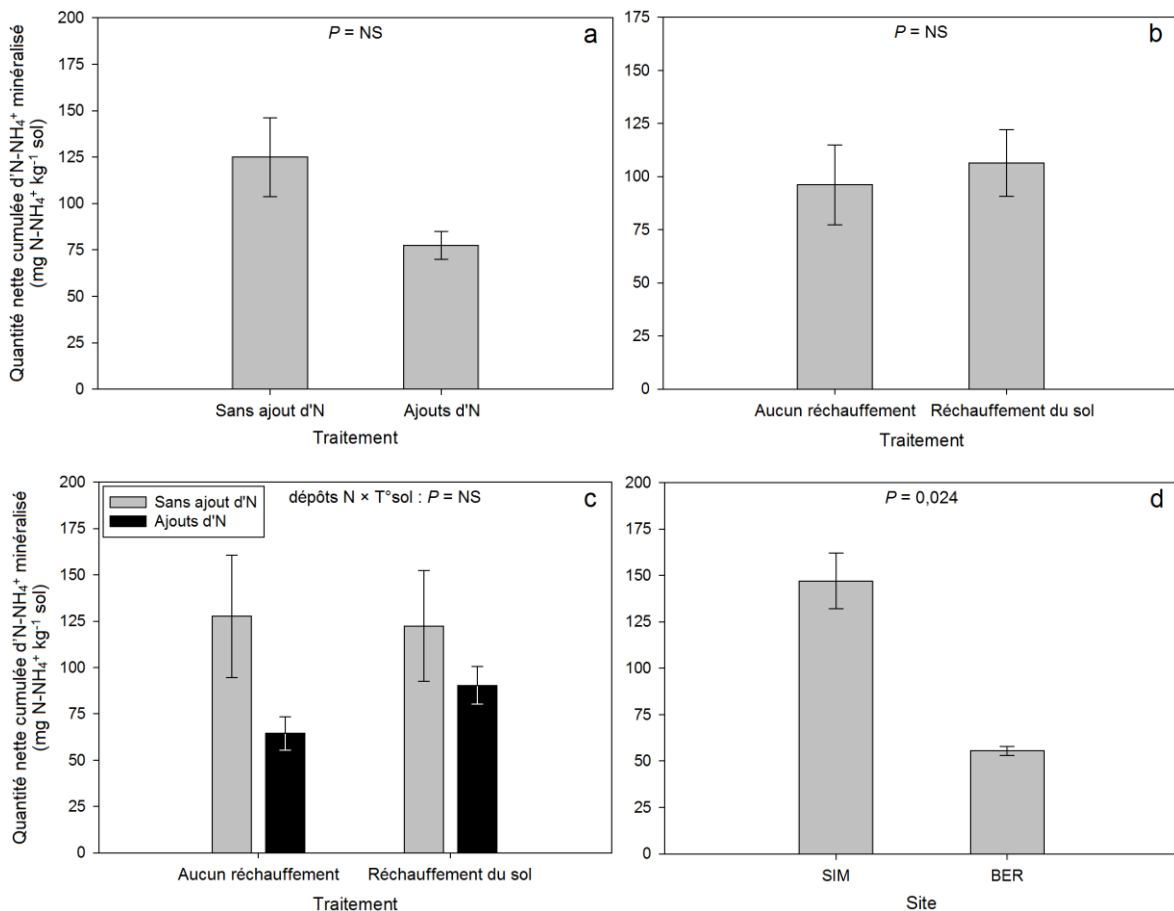


Figure 5. Effets des facteurs à l'étude, c'est-à-dire a) les dépositions d' N , b) la température du sol, c) l'interaction *dépositions d' N \times température du sol* et d) le site, sur la quantité nette cumulée d' N-NH_4^+ minéralisé (dans l'horizon F) entre mai 2015 et octobre 2016 (525 jours) en forêt boréale. Les ajouts d' N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépositions d' N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le

réchauffement du sol (b, c) correspond quant à lui à une augmentation d'environ 4 °C de la température du sol, et ce, d'avril à juillet. Les barres représentent les moyennes \pm SE des valeurs issues de l'ajustement du modèle. Note : NS = non significatif, dépôts N = dépositions d'azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.

3.3 La minéralisation brute de l'N

Durant la période à l'étude, c'est-à-dire après 8–9 ans de traitements, l'augmentation des dépositions d'N a fait diminuer en moyenne de 20% les taux de minN brute ($P = 0,013$) (Tableau D3 de l'Annexe D, Fig. 6a). Parallèlement, l'élévation de la température du sol ($P > 0,05$) et le facteur site ($P > 0,05$) n'ont eu aucun effet sur les taux de minN brute (Fig. 6b, d). De même, il n'y a pas eu d'interaction entre les facteurs dépositions d'N et température du sol sur les taux de minN brute ($P > 0,05$) (Fig. 6c).

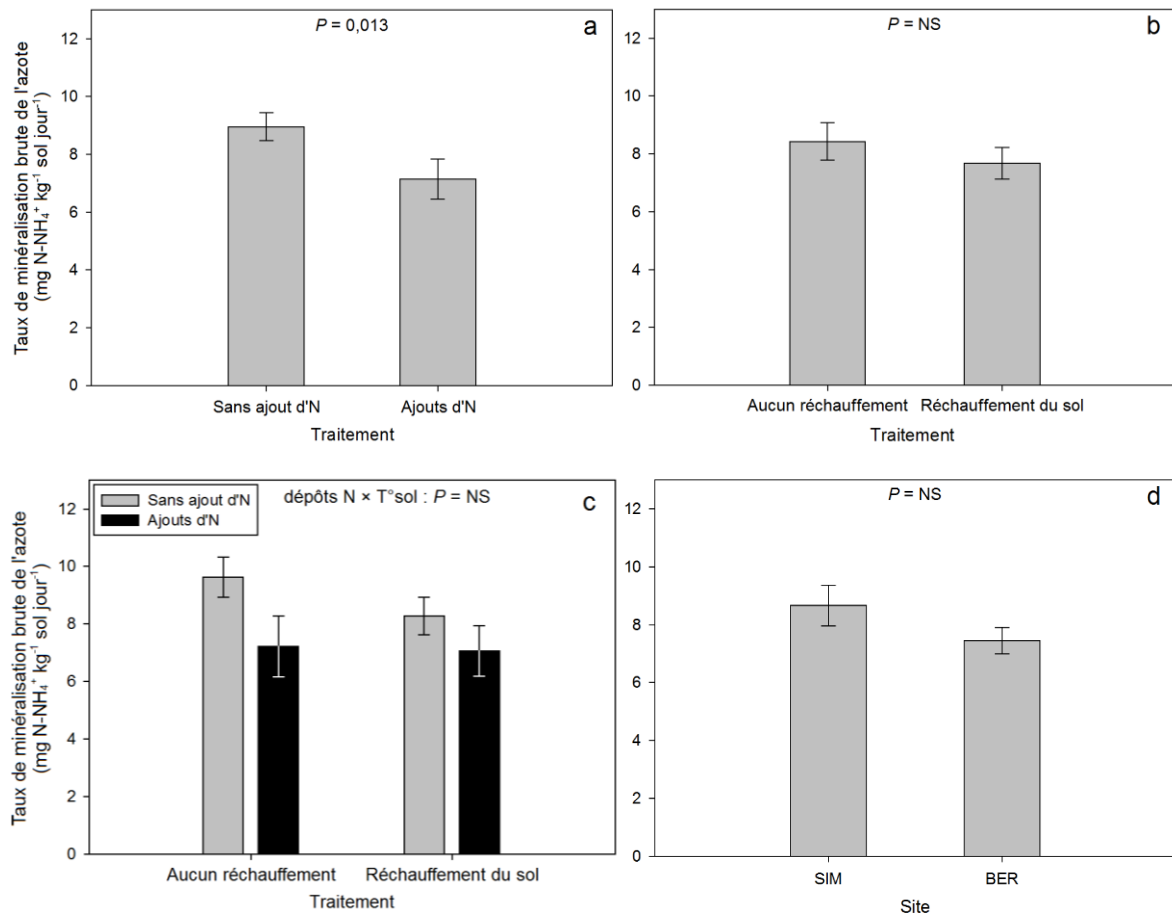


Figure 6. Effets des facteurs à l'étude, c'est-à-dire a) les dépositions d'N, b) la température du sol, c) l'interaction *dépôts d'N* \times *température du sol* et d) le site, sur les taux de minéralisation brute de l'N du sol (horizon F) évalués à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements en forêt boréale. Les ajouts d'N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépositions d'N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le réchauffement du sol (b, c) correspond quant à lui à une augmentation d'environ 4 °C de la température du sol, et ce, d'avril à juillet. Les barres représentent les moyennes \pm SE des valeurs issues de l'ajustement du modèle. Note : NS = non significatif, dépôts N = dépositions d'azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.

3.4 L'immobilisation de l'N

À la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements, l'augmentation des dépositions d'N n'a pas eu d'effet sur les taux d'immobilisation de l'N ($P > 0,05$) (Fig. 7a) alors que la température du sol s'est avérée interagir avec le site sur l'immobilisation de l'N ($T^{\circ}\text{sol} : P > 0,05$, site \times $T^{\circ}\text{sol} : P = 0,034$) (Tableau D4 de l'Annexe D). En effet, selon la Figure 7f, les taux d'immobilisation de l'N diffèrent entre les sites seulement lorsqu'il n'y a pas d'augmentation de la température du sol ($P < 0,05$). Ces taux sont en moyenne 1,7 fois plus élevés à BER comparativement à SIM quand les sols ne sont pas chauffés. Parallèlement, la combinaison *dépositions d'N \times température du sol* n'a pas eu d'effets interactifs sur les taux d'immobilisation de l'N ($P > 0,05$) (Fig. 7c). Finalement, les taux d'immobilisation de l'N ont diminué en moyenne de 43% en 2016 par rapport à l'année 2015 ($P = 0,0002$) (Fig. 7e).

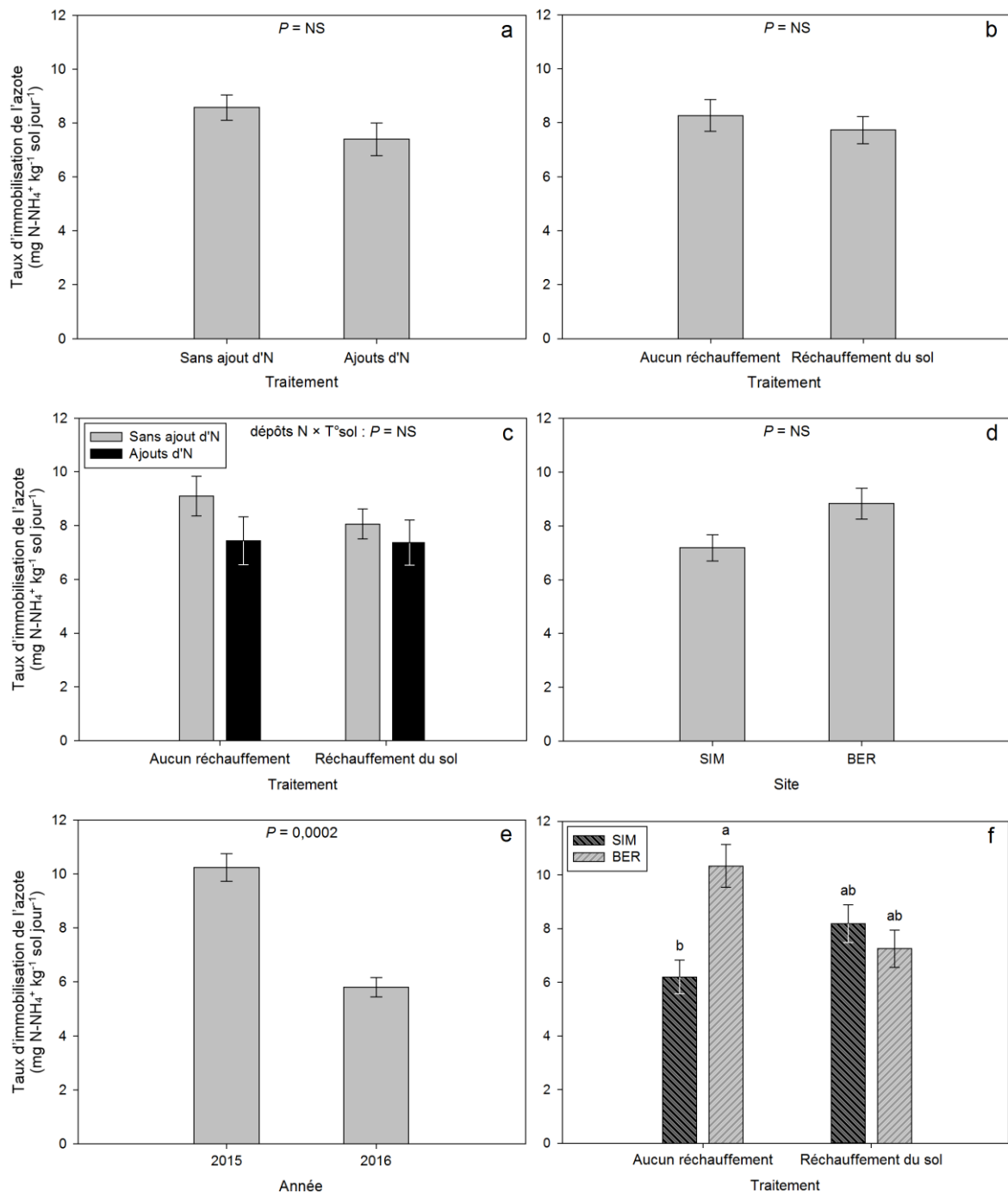


Figure 7. Effets des facteurs à l'étude, c'est-à-dire a) les dépôts d'N, b) la température du sol, c) l'interaction *dépôts d'N* × *température du sol*, d) le site, e) l'année et f) l'interaction *site* × *température du sol*, sur les taux d'immobilisation de l'N du sol (horizon F) évalués à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements en forêt boréale. Les ajouts d'N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépôts d'N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le réchauffement du sol (b, c, f) correspond quant à lui à une augmentation d'environ 4 °C de la température du sol, et ce, d'avril à juillet. Les barres représentent les moyennes ± SE des valeurs issues de l'ajustement du modèle. Les lettres

minuscules différentes au-dessus des barres (f) indiquent les différences significatives selon le test HSD de Tukey. Note : NS = non significatif, dépôts N = dépositions d'azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.

3.5 Le pH au CaCl_2

Les facteurs dépositions d'N ($P > 0,05$) (Fig. 8a), température du sol ($P > 0,05$) (Fig. 8b) et année ($P > 0,05$) (Fig. 8e) n'ont pas eu d'effet significatif sur le pH du sol à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements (Tableau D5 de l'Annexe D). Également, il n'y a pas eu d'interaction entre les facteurs dépositions d'N et température du sol sur le pH ($P > 0,05$) (Fig. 8c). Parallèlement, le pH de l'horizon F était en moyenne 5% plus bas (0,13 unité de pH de moins) à BER par rapport à SIM ($P = 0,006$), comme l'illustre la Figure 8d.

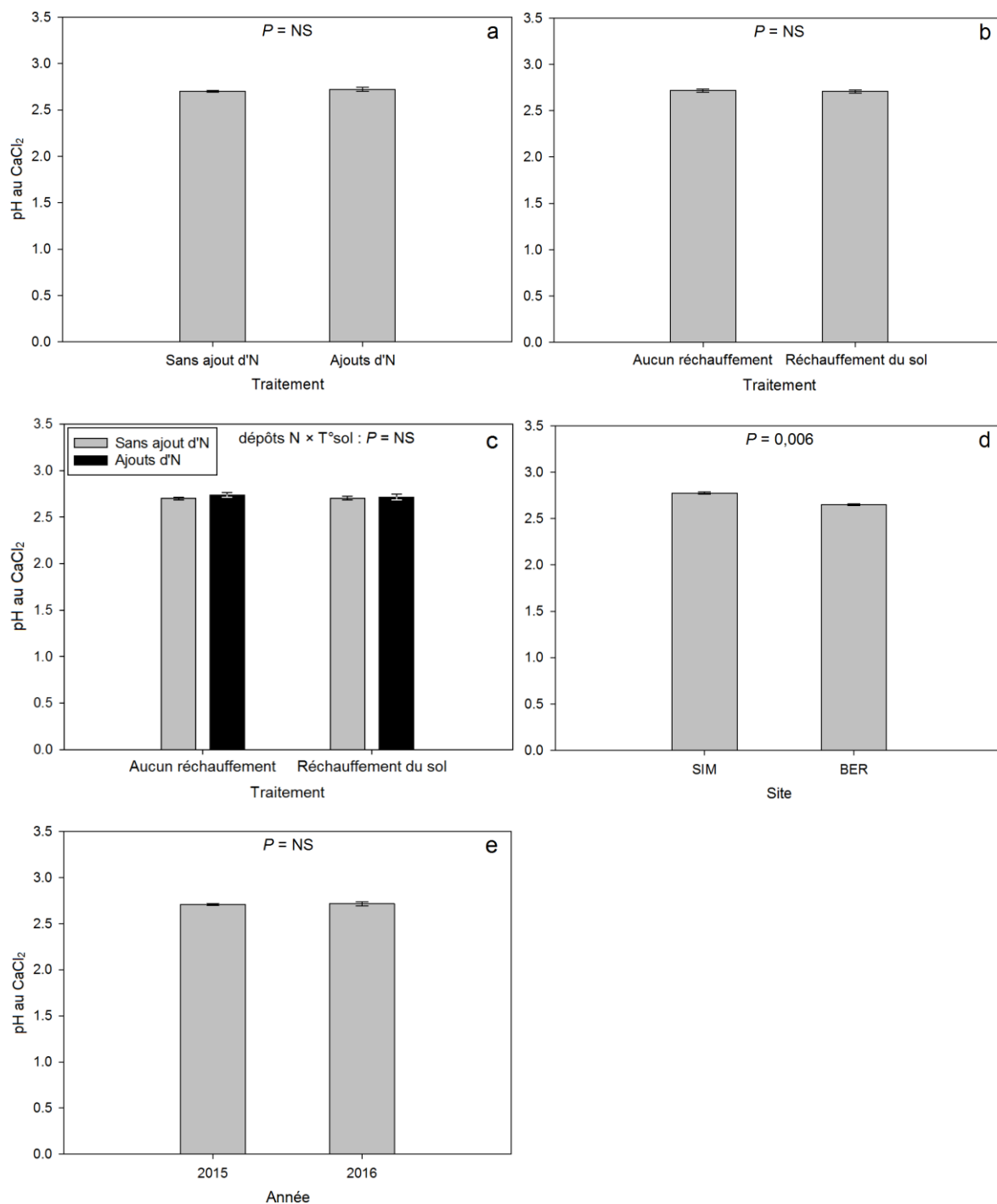


Figure 8. Effets des facteurs à l'étude, c'est-à-dire a) les dépositions d'N, b) la température du sol, c) l'interaction *dépôts d'N × température du sol*, d) le site et e) l'année, sur le pH au CaCl₂ du sol (horizon F) évalué à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements en forêt boréale. Les ajouts d'N (a, c) correspondent à une augmentation de 50% des dépositions d'N comparativement à ce que les sites reçoivent naturellement. Le réchauffement du sol (b, c) correspond quant à lui à une augmentation d'environ 4 °C de la température du sol, et ce, d'avril à juillet. Les barres représentent les moyennes ± SE des valeurs issues de

l'ajustement du modèle. Note : NS = non significatif, dépôts N = dépositions d'azote, T°sol = température du sol, SIM = Simoncouche, BER = Bernatchez.

4 DISCUSSION

4.1 *Dépositions d'N × température du sol*

Durant la période à l'étude, c'est-à-dire à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements, aucun effet interactif n'a été observé entre les dépositions d'N et la température du sol sur les variables évaluées. Ainsi, l'hypothèse que les dépositions d'N et la température du sol auraient un effet interactif sur la minN nette et brute est rejetée. Contosta *et al.* (2011) ont également observé une absence d'interaction entre ces facteurs en forêt de feuillus mélangés sur la minN, alors que Ma *et al.* (2011) ont observé en laboratoire (en utilisant du sol provenant de prairies tempérées) une interaction significative.

4.2 *Dépositions d'N*

Par rapport à l'augmentation des dépositions d'N, l'hypothèse était que cela augmenterait les taux de minN nette et brute à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements. Cependant, l'hypothèse est rejetée dans le cas de la minN brute et partiellement acceptée dans le cas de la minN nette. Les ajouts d'N ont eu un effet positif sur la minN nette seulement aux périodes d'incubation allant de la fin juin (DOY : 173) à la fin juillet (DOY : 205) et de la fin août (DOY : 236) à la fin septembre (DOY : 269) en 2015 (Fig. 3). Les dépositions d'N ont peut-être interagi avec d'autres facteurs non mesurés qui varient dans le temps. Entre autres, la température du sol en 2015 était relativement élevée (pics de température) en juillet et en septembre, alors que le mois d'août était relativement plus frais, ce qui pourrait avoir influencé directement ou indirectement la réponse de la minN nette aux ajouts d'N. Malgré l'augmentation des taux de minN nette à certaines périodes dans les parcelles recevant la pluie enrichie en N, il n'y avait pas au final de différence significative sur la quantité nette totale d'N-NH₄⁺ minéralisé entre les parcelles *avec* (N_d et N_dT°) et *sans* ajouts d'N (Ctl et T°). Il est donc possible que la forêt boréale ne soit pas trop affectée dans le futur par une augmentation des dépositions d'N.

De plus, malgré que les taux de minN nette ont augmenté en juillet 2015 en raison des ajouts d’N, les taux de minN brute eux ont diminué alors que les taux d’immobilisation de l’N n’ont pas été affectés. Cela peut sembler contradictoire, mais il faut se rappeler que ces processus ne sont pas évalués sur la même échelle de temps. Les taux de minN nette ont été évalués avec des incubations d’environ 30 jours, alors que les taux de minN brute ont été évalués sur environ 24 h. Or, la minN brute n’a pas été évaluée à d’autres jours en juillet, donc il est possible que les taux aient augmenté durant les autres jours du mois.

En ce qui a trait à la diminution des taux de minN brute avec l’augmentation des dépositions d’N, deux phénomènes permettent d’expliquer cette réaction. D’abord, il est possible qu’il y ait eu une déplétion de C labile (C de haute qualité) et/ou une accumulation de C récalcitrant (C de faible qualité) en raison des dépositions d’N (à noter que des résultats préliminaires à SIM, obtenus dans le volet non présenté, démontrent plutôt que les ajouts d’N n’ont pas d’effets sur la qualité du C). Il a été observé par Paré et Bedard-Haughn (2013) que la MOS labile augmentait les taux de minN brute alors que la MOS récalcitrante les diminuait. En fait, les ajouts d’N sont connus pour influencer la décomposition de la MOS (Garten 2006; Frey *et al.* 2014). Dans plusieurs études (Neff *et al.* 2002; Dijkstra *et al.* 2005; Lavoie *et al.* 2011), la fertilisation en N a entraîné une augmentation de la décomposition du C labile. Également, une réduction de la décomposition du C récalcitrant a été observée en réponse à des ajouts d’N (Neff *et al.* 2002; Lavoie *et al.* 2011), ce qui peut entraîner l’accumulation de C récalcitrants tels que la lignine et des composés dérivés de parois cellulaires bactériennes (Feng *et al.* 2010; Frey *et al.* 2014; Pisani *et al.* 2015). En effet, les ajouts d’N inhiberaient l’activité de la phénol oxydase, une enzyme dégradant la lignine (Carreiro *et al.* 2000; Sinsabaugh *et al.* 2002; DeForest *et al.* 2004; Frey *et al.* 2004). De plus, les ajouts d’N inhiberaient l’activité d’enzymes dégradant les protéines et la chitine (Allison *et al.* 2008), mais ils augmenteraient l’activité d’une enzyme dégradant la cellulose (Carreiro *et al.* 2000; Sinsabaugh *et al.* 2002; Allison *et al.* 2008).

Ensuite, le deuxième phénomène permettant d'expliquer la réduction des taux de minN brute serait en lien avec un changement de la composition de la communauté microbienne et fongique ou une diminution de l'activité ou de la biomasse de certains micro-organismes. Quelques études ont démontré que les champignons ectomycorhiziens dans les écosystèmes boréaux étaient affectés négativement par les ajouts d'N (Lilleskov *et al.* 2001, 2002). De plus, une diminution de l'activité et de la biomasse des champignons a été observée en réponse à des ajouts d'N par Frey *et al.* (2004, 2014) en forêt tempérée. La fertilisation en N peut aussi réduire la richesse taxonomique fongique et modifier la structure de la communauté de champignons (Frey *et al.* 2004; Allison *et al.* 2007). Parallèlement, Pisani *et al.* (2015) ont observé en forêt de feuillus un changement de la composition de la communauté microbienne vers des bactéries à Gram négatif en réponse à la fertilisation en N. Par conséquent, des changements comme ceux mentionnés dans ce paragraphe peuvent avoir un impact sur les taux de minN brute. Cependant, en 2010 (après 3 ans de traitements), dans les mêmes dispositifs (SIM et BER), Rossi *et al.* (2013) n'ont pas observé d'effets significatifs de l'augmentation des dépositions d'N sur les champignons ectomycorhiziens. Par contre, il est possible que ceux-ci aient été affectés après 9 ans d'ajouts d'N et aient ainsi influencé la minN brute.

Toutefois, il n'est pas possible de confirmer les phénomènes précédents avec notre étude. Il aurait été nécessaire, pour expliquer la diminution des taux de minN brute, de mesurer d'autres paramètres comme le Q_{10} (la sensibilité de la respiration du sol à la température, donnant un indice de la qualité de la MOS), le ratio bactérie : fungi, le PLFA total ou la respiration du sol.

Par ailleurs, de plus grands taux d'apports en N-minéral peuvent réduire le pH du sol (Malhi *et al.* 1991; Aula *et al.* 2016; Peng *et al.* 2017). Entre autres, des taux importants de dépositions d'N-NH₄⁺ peuvent entraîner plus de nitrification (conversion d'ammonium en nitrate) au niveau du sol et donc plus de libération d'ions hydrogène (H⁺), augmentant ainsi l'acidité du sol (Caporn *et al.* 1994; Peng *et al.* 2017). Son acidité peut aussi être augmentée, suite aux apports importants en N-minéral, par la lixiviation de cations basiques (Caporn *et*

al. 1994; Nadelhoffer 2007) et par une plus grande absorption d' N-NH_4^+ par les plantes qui libèrent alors des H^+ dans le sol pour maintenir le potentiel électrochimique de leurs membranes cellulaires (Peng *et al.* 2017). Cependant, les dépositions d' N n'étaient pas suffisamment élevées dans cette étude pour avoir un effet significatif sur le pH de l'horizon F, donc un changement de pH ne peut pas être la cause de la diminution des taux de minN brute dans les parcelles enrichies en N.

Dans la littérature, l'augmentation des dépositions d' N stimule la minN, et ce, dans plusieurs recherches en laboratoire (Dijkstra *et al.* 2005; Vourlitis et Zorba 2007; Ma *et al.* 2011) et *in situ* (Aber *et al.* 1998; Contosta *et al.* 2011; Zhang *et al.* 2012), particulièrement dans les écosystèmes pauvres en N. La littérature peut donc paraître en désaccord avec nos résultats. Or, dans d'autres études, les ajouts d' N ont augmenté les taux de minN nette initialement, mais ces taux ont par la suite retourné aux niveaux normaux, voire décliné (sous le niveau normal), après quelques années ou même quelques mois d'application de la fertilisation (Aber *et al.* 1993; Magill *et al.* 1996; McNulty *et al.* 1996). Dans les écosystèmes limités par l' N , une plus grande déposition d' N permettrait d'augmenter l'activité de la biomasse microbienne du sol temporairement, il y aurait ainsi une plus grande minN au début de la fertilisation en N (Aber *et al.* 1998; Lovell et Hatch 1998; Ma *et al.* 2011). Ainsi, ces résultats de la littérature sont cohérents avec les résultats obtenus dans notre étude. Il est concevable que les taux de minN brute (malgré qu'ils n'ont pas été évalués avant 2015) puissent avoir augmenté au début de l'expérience en raison des ajouts d' N et qu'ils aient ensuite décliné, tel que démontré par la présente étude.

4.3 Température du sol

L'hypothèse que l'augmentation de la température du sol (d'avril à juillet) aurait un effet positif sur les taux de minN nette et brute à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements est rejetée. L'augmentation de la température du sol n'a pas eu d'effet significatif sur les taux de minN, alors qu'il y a eu une interaction *site* \times *température du sol* sur les taux d'immobilisation de l' N où les taux étaient plus élevés à BER comparativement à SIM

seulement quand le sol n'était pas chauffé. Par rapport à SIM, le climat est plus froid à BER et la litière y serait de plus faible qualité (plus grand ratio C:N), ce qui limiterait l'activité microbienne et les taux de décomposition, ainsi l'N y serait plus limitant. Bien qu'il n'y avait pas de différence significative à BER au niveau des taux d'immobilisation de l'N entre les parcelles chauffées et non chauffées, le réchauffement du sol avait tendance à y diminuer les taux d'immobilisation de l'N. Ainsi, il est possible que l'augmentation de la température du sol ait favorisé la décomposition à BER. C'est le cas, par exemple, dans l'expérience de Pisani *et al.* (2015) où le réchauffement du sol a favorisé la dégradation de la cutine. L'absence de réponse de la minN à l'augmentation de la température du sol à la 8^{ème} et à la 9^{ème} année de traitements pourrait être expliquée par une acclimatation thermique qui se représente par des changements au niveau des individus, des populations et/ou des communautés microbiennes (Bradford *et al.* 2008). Cela peut s'exprimer, en autres, sous la forme d'une réduction de la biomasse microbienne (Bradford *et al.* 2008) ou d'un changement de la composition de la communauté microbienne pour des espèces possédant une plus faible sensibilité à la température (Zogg *et al.* 1997; Chapin *et al.* 2002). Par exemple, dans le même dispositif que la présente étude, Rossi *et al.* (2013) ont observé en 2010 une diminution de la proportion d'ectomycorhize à BER en réponse à l'augmentation de la température du sol. De plus, il est possible que l'augmentation de température ait eu un effet positif sur la minN initialement, mais que cette réponse ait disparu avec le temps en raison d'une diminution de la quantité de C labile comme le réchauffement est connu pour augmenter la décomposition de ceux-ci (Bradford *et al.* 2008; Xu *et al.* 2013; Pisani *et al.* 2015) (des résultats préliminaires à SIM, obtenus dans le volet non présenté, ont montré que le réchauffement rend le C organique du sol plus récalcitrant).

Les résultats obtenus pour la minN nette (ne répond pas au réchauffement) sont en désaccord avec ceux généralement observés dans la littérature. En fait, beaucoup d'études réalisées *in situ* (Rustad *et al.* 2001; Contosta *et al.* 2011; Butler *et al.* 2012) et en laboratoire (Ma *et al.* 2011; Li *et al.* 2014) ont démontré que les taux de minN nette augmentaient avec l'augmentation de température du sol. Dans le cas de la minN brute qui n'a pas été affectée par le réchauffement, les résultats sont cohérents avec ceux de plusieurs études (Lang *et al.*

2010; Bai *et al.* 2013; Schindlbacher *et al.* 2015), alors que certaines études (Cookson *et al.* 2002, 2007; Björsne *et al.* 2014) ont plutôt démontré un effet significatif positif de l'augmentation de la température du sol sur la minN brute. Pour l'immobilisation de l'N, la réponse au réchauffement du sol varie dans la littérature. Dans la méta-analyse de Bai *et al.* (2013), l'augmentation de la température du sol n'avait en général pas d'effet significatif sur l'immobilisation de l'N, alors qu'elle augmentait significativement les taux d'immobilisation dans l'expérience de Lang *et al.* (2010) et de Björsne *et al.* (2014).

Les résultats qui diffèrent entre les études, sur l'effet de l'augmentation de la température du sol ou des dépositions d'N, pourraient simplement s'expliquer par le fait que les traitements diffèrent d'une étude à l'autre, que ce soit quantitativement (ex. les taux d'application de la fertilisation, la température choisie ou le nombre d'années d'application) ou qualitativement (ex. la technique d'application). De plus, il est très probable que la sensibilité des processus biogéochimiques face à des changements environnementaux varie d'un écosystème à l'autre pour plusieurs raisons, comme une différence de communautés microbiennes et de qualité de la litière entre les écosystèmes, la présence d'interactions complexes, etc. Il est aussi courant que les expérimentations faites *in situ* et en milieux contrôlés n'obtiennent pas les mêmes résultats (Mukherjee et Lal 2013). L'effet significatif d'un facteur observé en laboratoire, un milieu qui n'intègre pas toutes les variables retrouvées *in situ* et où il est possible de contrôler plusieurs variables non pertinentes à l'étude, peut être absent ou avoir une direction et/ou une magnitude différente *in situ* en raison de l'influence d'autres facteurs qui varient naturellement (Burford *et al.* 1978). Par exemple, dans la plupart des cas, la température et la teneur en eau du sol fluctuent sur le terrain (Rinkes *et al.* 2013). Toutefois, ces conditions sont normalement maintenues constantes en laboratoire, ce qui optimiserait les taux de décomposition (Rinkes *et al.* 2013) et influencerait probablement la sensibilité de la minN à un changement de température ou à la fertilisation en N.

4.4 Site

Le pH, les taux de minN nette et la quantité nette cumulée d'N-NH₄⁺ minéralisé étaient significativement plus faibles à BER qu'à SIM, probablement en raison du climat. La

température (de l'air et du sol) est plus basse à BER, sauf durant l'hiver (couverture neigeuse) où la température du sol est similaire entre les deux sites. Les basses températures peuvent avoir un effet direct sur la minN en diminuant l'activité des enzymes et des micro-organismes (Cookson *et al.* 2007; Ruifang *et al.* 2007; Bai *et al.* 2013), mais aussi un effet indirect via la végétation. En effet, le climat plus froid favorise une plus grande proportion de conifères, et donc une litière de plus faible qualité et plus acide.

4.5 Date

La diminution des taux de minN nette observée durant l'hiver (fin octobre jusqu'en mai) s'explique probablement par la diminution de la température. En effet, la température du sol mesurée commençait à diminuer en octobre et était à son plus bas durant les mois d'hiver. Ces résultats sont cohérents avec d'autres études où les taux de minN nette étaient plus élevés durant les mois les plus chauds (Xu *et al.* 2007; Zhang *et al.* 2008; Ma *et al.* 2011). En outre, les taux de minN nette sont connus pour être positivement reliés à la température durant l'incubation (Rustad *et al.* 2001; Zaman et Chang 2004). De plus, le gel du sol en hiver et les cycles gel-dégel affecteraient négativement l'activité et la biomasse des micro-organismes du sol (Jaeger *et al.* 1999).

4.6 Teneur en eau du sol

Des analyses préliminaires ont permis d'observer que la teneur en eau du sol variait d'une parcelle à l'autre, mais qu'elle pouvait également varier substantiellement à l'intérieur de la même parcelle selon l'emplacement du sol prélevé. Parallèlement, la teneur en eau du sol était plutôt constante d'une période d'incubation à l'autre. Entre autres, comme les sacs d'incubation étaient imperméables à l'eau, les conditions hydriques étaient constantes à l'intérieur de ceux-ci et donc indépendantes des précipitations. Les taux de minN nette et brute étaient influencés légèrement par la teneur en eau du sol, probablement car ce facteur influence le niveau d'hydratation des cellules microbiennes, la diffusion des substrats et les échanges gazeux (Stark et Firestone 1995; Sierra 1997; Chen *et al.* 2011; Li *et al.* 2014). Malgré qu'il soit typique qu'un réchauffement du sol provoque une diminution de la teneur

en eau du sol (Allison et Treseder 2008; Dijkstra *et al.* 2010; Hagedorn *et al.* 2010; Bai *et al.* 2013), la grande hétérogénéité du milieu et le faible niveau de réplication ne permettent pas de conclure à une modification de la teneur en eau dans cette étude. Toutefois, il est possible que la teneur en eau du sol soit peu affectée par une augmentation de 4 °C par le fait que les pressières à mousses ont un sol généralement humide et recouvert d'un tapis de mousses qui aide à retenir l'eau (Nilsson et Wardle 2005).

4.7 Minéralisation et immobilisation de l'N

Les taux d'immobilisation de l'N étaient relativement élevés par rapport aux taux de minN brute (évalués avec la dilution isotopique), ce qui explique les bas taux de minN nette (évalués avec les *buried bag incubations*). Cela laisse supposer que malgré la quantité substantielle d'N minéralisé, la majeure partie de cet N-minéral n'est pas assimilée par les végétaux, mais immobilisée par les micro-organismes du sol. Les taux de minN brute obtenus (en moyenne de 8 mg N-NH₄⁺ kg⁻¹ sol jour⁻¹) dans cette expérience sont presque similaires à ceux évalués dans d'autres études où le sol avait un N total semblable (variant de 6,8 à 12,8 g kg⁻¹) (Booth *et al.* 2005). Également, les taux de minN brute obtenus sont du même ordre de grandeur que ceux évalués dans d'autres études (Booth *et al.* 2005), surtout en milieu forestier, avec un ratio C:N entre 30 et 65, bien que peu de recherches ont été faites avec des sols ayant un ratio C:N supérieur à 40. En comparant avec les taux de minN brute mesurés par d'autres chercheurs dans divers écosystèmes (Booth *et al.* 2005; Paré et Bedard-Haughn 2012), il semblerait que les taux évalués dans notre étude sont dans les moyennes. Ainsi, dans la forêt boréale, l'activité microbienne du sol est importante malgré les conditions difficiles telles les basses températures et l'acidité du sol.

4.8 Nitrate/nitrification

Le nitrate qui a été dosé était souvent sous les limites de détection (résultats non présentés), ce qui ne permettait pas de calculer les taux de nitrification. Cela confirme donc que ces sols boréaux sont très limités en N disponibles. Ainsi, la grande compétition pour l'N disponible fait que peu d'N est nitrifié (Schimel et Bennett 2004). L'NH₄⁺ libéré par les

micro-organismes du sol est rapidement immobilisé par d'autres microbes du sol et/ou assimilé par les plantes, ce qui fait que peu d' NH_4^+ est théoriquement disponible pour les bactéries nitrifiantes. De plus, les bas pH observés dans l'horizon F ont probablement limité la conversion de l'ammonium en nitrate, comme l'acidité est un inhibiteur bien connu des processus de nitrification (Persson et Wirén 1995; Rudebeck et Persson 1998; Ste-Marie et Paré 1999).

4.9 Liens avec les études précédentes effectuées sur les mêmes dispositifs

Depuis l'établissement des dispositifs expérimentaux à BER et à SIM en 2008, plusieurs études s'y sont produites et certains effets significatifs ont été observés. D'abord, l'augmentation des dépositions d'N avait entraîné un retard de 1–2 jours du débourrement des bourgeons en 2012 au niveau des épinettes noires (De Barba *et al.* 2016). Il pourrait être considéré que ce retard de débourrement des bourgeons va dans le même sens que la diminution des taux de minN brute observée (en 2015–2016 dans les parcelles enrichies en N), malgré qu'il ne soit pas possible de vérifier ce lien pour le moment. Une étude plutôt récente, s'étalant de 2008 à 2013, n'a pas observé d'effets significatifs des traitements sur la xylogénèse et l'anatomie du xylème (nombre radial de trachéides) des épinettes noires (Dao *et al.* 2015). Alors que Lupi *et al.* (2012a) ont observé en 2010 un allongement de la durée de la xylogénèse et une augmentation de l'épaisseur de la paroi cellulaire des cellules de bois initial chez les arbres traités (N_d , T° et N_dT°) par rapport aux arbres Ctl. Également, en raison du réchauffement du sol, l'initiation de la xylogénèse s'est faite plus tôt (6 jours) en 2010 (Lupi *et al.* 2012a), et en 2012–2013 le débourrement des bourgeons a débuté plus tôt (1–3 jours) à BER seulement (De Barba *et al.* 2016). Finalement, en 2010, l'augmentation de la température du sol a augmenté les proportions de bouts (apex) racinaires vivants, mais a diminué la proportion d'ectomycorhizes à BER (Rossi *et al.* 2013). Cette dernière publication s'avère intéressante pour le soutien de l'hypothèse où l'augmentation de la température du sol aurait un effet positif sur la minN initialement, mais qu'avec le temps, cette réponse diminuerait à mesure que la communauté de micro-organismes s'acclimate au traitement de température.

4.10 Limites de l'expérience

Bien que les dispositifs aient l'avantage d'être établis en milieux naturels, de tenir compte de plus d'un facteur et d'être entretenus sur plusieurs années (9 ans), ils comportaient toutefois des défauts. En effet, il y avait relativement peu de répétitions (trois répétitions) par rapport à l'hétérogénéité des sites. De plus, des blocs contenant tous les traitements n'ont pas été établis pour tenir compte de la topographie du milieu. Or, la topographie a un effet important sur les caractéristiques du sol, entre autres la teneur en eau et la quantité et la qualité de la MOS. Par exemple, Paré et Bedard-Haughn (2013) ont mesuré en Arctique une plus grande humidité du sol ainsi qu'une plus grande quantité de MOS totale et de MOS labile en bas de pente. À l'inverse, les sols de haut et de dos de pente étaient plus secs et contenaient moins de MOS totale, mais plus de MOS récalcitrante (Paré et Bedard-Haughn 2013). Toutefois, dans les analyses statistiques de la présente étude, la teneur en eau de chaque échantillon de sol a été considérée en tant que covariable, ce qui a permis de réduire l'erreur. En plus de la topographie, il existe probablement une grande hétérogénéité dans le sol au niveau des parcelles pour d'autres raisons comme le type de végétation ou les roches de surface. Par exemple, dans une même parcelle, il y avait des endroits avec des horizons de sol peu épais ($LFH < 5$ cm) et d'autres avec des horizons plus épais ($LFH > 15$ cm). Il ne faut donc pas fermer la porte à la possibilité d'effets confondants et d'une erreur de type I, surtout si l'attribution au hasard des traitements aux parcelles n'était pas optimale par rapport à l'hétérogénéité du site. Également, l'absence de significativité pour le facteur température du sol sur la minN peut être partiellement attribuée à la grande hétérogénéité du site et au faible niveau de réplication, ce qui ne veut pas nécessairement dire que le réchauffement du sol n'a pas d'effet. Il faut être conscient que les processus biogéochimiques du sol peuvent varier de façon importante d'un microsite à l'autre : il y a des microsites où la minN nette domine et d'autres où c'est l'immobilisation de l'N (Jackson *et al.* 1989; Davidson *et al.* 1990a; Chen et Stark 2000). Pour ces raisons, si l'échantillonnage ne représente pas suffisamment bien l'hétérogénéité du milieu, il s'avère difficile de déceler une tendance (effet d'un traitement) à l'échelle du site et encore plus à celle de la forêt boréale. La variabilité entre les échantillons de sol est souvent la plus grande source d'erreur méthodologique dans les études utilisant les traceurs d'N (Hauck *et al.* 1994). À chaque date de prélèvement, le nombre et la taille des échantillons de cette étude étaient limités et relativement petits par

rapport à la taille et à l'hétérogénéité des parcelles. Il faut donc considérer les résultats découlant de cette étude avec prudence. En fait, malgré que cela puisse être dispendieux, l'idéal aurait été d'avoir un nombre approprié (à la variabilité de la minN) de répétitions et de faire des blocs de traitements adaptés à la topographie des sites tels que couramment employés dans les études pédologiques et agronomiques (Spratt et McIver 1972; Tokuchi *et al.* 1999; Paré et Bedard-Haughn 2013), par exemple : un bloc en haut de pente, un en dos de pente et un en bas de pente. De plus, la quantité de sol pouvant être prélevée par parcelle était limitée (d'autres études s'opéraient en simultané), mais au lieu de faire un prélèvement à chaque date choisie (il y avait plusieurs dates) il aurait peut-être été préférable de récolter plusieurs échantillons à chaque date et d'avoir ainsi moins de dates. Une autre façon de réduire la variabilité aurait été de pouvoir comparer les taux de minN initiaux, c'est-à-dire avant l'application des traitements, aux taux mesurés durant l'expérience au sein de la même parcelle. Également, il aurait été possible de comparer les taux de minN entre le sol prélevé à proximité de la parcelle et le sol prélevé dans la parcelle.

Les taux de minN brute ont été évalués en juin et en juillet, c'est-à-dire à une période où la température du sol est peu limitante. Cependant, il est probable qu'il y aurait eu une différence plus marquée entre les parcelles chauffées et non chauffées si les taux de minN brute avaient été mesurés en avril ou au début mai. De plus, bien que les taux de minN nette étaient évalués tout au long de l'année, le traitement d'augmentation de la température du sol était appliqué seulement d'avril à juillet, donc l'effet que pourrait avoir un réchauffement du sol en août, en septembre ou en octobre (mois sans neige) demeure inconnu. Ainsi, les traitements (augmentation de la température du sol et augmentation des dépositions d'N) ne sont peut-être pas représentatifs des changements environnementaux futurs puisqu'ils étaient appliqués durant une période limitée de l'année. L'étude ne tient également pas en compte les autres changements environnementaux tels que l'augmentation de la température de l'air (Price *et al.* 2013) et du CO₂ atmosphérique (GIEC 2014) qui risquent également d'influencer la production primaire terrestre (énergie chimique produite par les végétaux) (Cramer *et al.* 2001; Pan *et al.* 2014).

Il faut aussi se rappeler que simplement mesurer les taux de minN en forêt boréale ne représente pas la meilleure façon d'évaluer l'activité des micro-organismes ou la quantité d'N qui circule dans le cycle interne de l'N ou la quantité d'N disponible pour les plantes. En effet, en forêt boréale, les petits composés d'N-organiques (ex. acides aminés) composent une partie importante de l'N assimilé par les plantes et les micro-organismes (Schimel et Bennett 2004; Kielland *et al.* 2006). Bien que ces derniers (plantes et microbes) ont la capacité de pouvoir assimiler l'N-minéral, la pauvreté du milieu (surtout en N) et l'importante compétition pour l'N expliquent que l'N-organique soit consommé et, généralement, non minéralisé (Schimel et Bennett 2004). De ce fait, Schimel et Bennett (2004) ont énoncé que mesurer la minN dans les systèmes où l'assimilation d'N-organiques constitue une portion substantielle de l'N assimilé par les plantes (souvent dans les systèmes très limités en N) ne serait pas approprié pour évaluer l'N disponible pour les plantes. Cependant, il s'avère plus difficile de mesurer les taux de dépolymérisation de polymères en monomères d'N-organiques, comme il n'existe pas d'indice pur de dépolymérisation (comme pour le cycle du C) (Schimel et Bennett 2004). Il aurait toutefois été possible de mesurer les taux (bruts) de dépolymérisation des protéines et les taux d'immobilisation des acides aminés en utilisant la technique de dilution isotopique d'acides aminés marqués au ^{15}N (Wanek *et al.* 2010; Wild *et al.* 2015; Andresen *et al.* 2016).

Les perturbations physiques du sol détruisent les agrégats, exposant ainsi de nouvelles surfaces à l'oxygène et à la colonisation microbienne (Chapin *et al.* 2002). Les méthodes employées pour évaluer les taux de minN nette (*buried bag incubations*) et brute (dilution isotopique du ^{15}N) impliquent une perturbation du sol incubé (ex. homogénéisation du sol, exclusion des racines), ce qui en soit peut altérer les taux de minéralisation et d'immobilisation de l'N à court terme (Schimel *et al.* 1989; Davidson *et al.* 1992), mais peut-être aussi la sensibilité de ces processus aux traitements. Il est envisageable qu'un effet de l'augmentation de la température du sol soit masqué par l'effet (à court terme) des manipulations de l'échantillon sur les processus biogéochimiques de l'N.

Également, bien que les traitements fussent appliqués depuis 2008, les taux de minN n'ont pas été évalués avant 2015, donc la possibilité qu'il y ait eu des effets durant les premières années d'application des traitements ne peut pas être exclue. En effet, selon d'autres études à long terme, les réponses initiales du sol face au réchauffement du sol et à la fertilisation en N seraient différentes aux réponses après 10 ou 20 ans d'application des traitements (Melillo *et al.* 2002; Magill *et al.* 2004). Ainsi, il est plausible que le réchauffement du sol ait eu initialement un effet d'augmenter les taux de minN, mais qu'avec le temps, cette réponse au réchauffement aurait diminué en raison d'une déplétion (diminution) en C labile ou d'une adaptation de la communauté microbienne aux conditions plus chaudes (Chapin *et al.* 2002; Melillo *et al.* 2002; Bradford *et al.* 2008). D'un autre côté, il est aussi concevable qu'il y ait un décalage entre l'application des traitements et la réponse du sol, ou encore qu'il faille continuer les traitements pendant plusieurs autres années avant d'observer un changement. Néanmoins, comme les dispositifs de ce genre sont dispendieux et demandent beaucoup d'entretien et d'investissements, il est difficile de les maintenir à très long terme.

Finalement, il est également possible que l'effet de la fertilisation en N aurait été plus important s'il n'y avait pas eu de problèmes d'arrosage. Depuis 2008, en parallèle à quelques problèmes mineurs d'arrosage de courte durée, certains bris ont persisté pendant de plus longues périodes. Entre autres, certaines parcelles à SIM et à BER n'ont pas reçu de pluie artificielle pendant parfois quelques semaines, alors que l'arrosage n'a pas été conduit à BER en 2015 et en 2016.

5 CONCLUSION

En résumé, les résultats de cette étude semblent démontrer que les sols boréaux de la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean (domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc du Québec) sont plutôt résilients face à 8–9 ans d'augmentation de la température du sol, mais qu'ils demeurent sensibles à 8–9 ans d'augmentation des dépositions d'N. Les augmentations futures des dépositions d'N dans cette région risquent donc d'affecter le cycle

de l’N et la disponibilité de l’N-minéral à plus ou moins long terme. Cependant, bien que les taux de minN puissent être influencés à certains moments par les ajouts d’N, au final il a été démontré que la quantité nette d’N-NH₄⁺ minéralisé durant la période à l’étude n’était pas significativement affectée par l’augmentation des dépositions atmosphériques d’N. Pour cette raison, il est plausible que l’augmentation future des dépositions d’N n’ait pas un gros impact sur la disponibilité de l’N des sols boréaux. En outre, les conifères boréaux, surtout ceux à croissance lente comme l’épinette noire, ne devraient pas être grandement affectés à moyen terme par un changement au niveau du cycle de l’N du sol. En effet, il semblerait que ceux-ci se fient principalement sur leur N emmagasiné et leur cycle interne de l’N (Lupi *et al.* 2013). Leur croissance serait donc partiellement indépendante de la quantité actuelle d’N disponible dans le sol, particulièrement au début de la saison de croissance (Lupi *et al.* 2013). De plus, selon certaines études (Ouimet et Duchesne 2009; Kanakidou *et al.* 2016), il semble peu probable que les dépositions futures d’N atteignent les niveaux testés dans cette expérience. Outre le changement possible des dépositions atmosphériques d’N, l’augmentation de la fréquence des feux et des épidémies d’insectes, en raison des changements climatiques, devrait à long terme avoir un impact sur le cycle de l’N, particulièrement sur la disponibilité de l’N et les pertes d’N dans la forêt boréale (Houle *et al.* 2009; Lupi *et al.* 2013).

Les résultats de la présente étude sont intéressants, mais d’autres études similaires dans la forêt boréale, en particulier des études à long terme et sur plus de sites, seraient toutefois nécessaires pour confirmer ces conclusions. De plus, considérant l’importance des petits composés d’N-organique dans la nutrition des épinettes noires (Kielland *et al.* 2006) et considérant que la dépolymérisation des polymères est l’étape limitant la décomposition de la MOS et la production d’N-minéral (Schimel et Bennett 2004), plus d’emphase devrait être mise sur ce sujet dans les recherches futures, par exemple en mesurant les taux de dépolymérisation des protéines et les taux d’immobilisation des acides aminés (Wanek *et al.* 2010; Wild *et al.* 2015; Andresen *et al.* 2016). Parallèlement, cette étude rappelle l’importance d’établir un dispositif expérimental qui tient compte de l’hétérogénéité et de la

complexité existant en milieu naturel forestier, et ce, de la façon la plus optimale possible (ex. établir des blocs selon la topographie, avoir suffisamment de répétitions, etc.).

Le but de cette recherche était, entre autres, d'acquérir plus d'informations sur les processus biogéochimiques de l'N des sols boréaux, leur sensibilité et leur réponse face à des changements environnementaux, principalement l'augmentation de la température du sol et des dépositions d'N. Les résultats de cette étude permettront de mieux prédire les effets des changements climatiques et de l'augmentation des dépositions d'N sur la productivité et l'écologie de la forêt boréale. En fait, cette recherche s'insère dans un vaste projet visant à améliorer les calculs des possibilités forestières au Québec, et ce, via les modèles de croissance forestière. Comme les dépositions d'N se sont avérées être un facteur important dans cette étude (en augmentant les taux de minN nette tout en diminuant les taux de minN brute), elles méritent plus d'attention dans les recherches futures. Advenant que d'autres études confirment les résultats de cette recherche ou découvrent d'autres effets significatifs de l'augmentation des dépositions d'N sur le sol ou sur les arbres boréaux, il serait alors pertinent de considérer l'augmentation des dépositions atmosphériques d'N dans les modèles de prévision de la croissance forestière afin d'avoir une idée plus exacte des états futurs des peuplements de la forêt boréale.

RÉFÉRENCES

- Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L et Fernandez I. 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 48 : 921-934.
- Aber JD, Magill A, Boone R, Melillo JM, Steudler P et Bowden R. 1993. Plant and soil responses to chronic nitrogen additions at the Harvard Forest, Massachusetts. *Ecological Applications*, 3 : 156-166.
- Allison SD et Treseder KK. 2008. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology*, 14 : 2898-2909.
- Allison SD, Hanson CA et Treseder KK. 2007. Nitrogen fertilization reduces diversity and alters community structure of active fungi in boreal ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 39 : 1878-1887.
- Allison SD, Czimczik CI et Treseder KK. 2008. Microbial activity and soil respiration under nitrogen addition in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology*, 14 : 1156-1168.
- Andresen LC, Björsne A-K, Bodé S, Klemetsson L, Boeckx P et Rütting T. 2016. Simultaneous quantification of depolymerization and mineralization rates by a novel ¹⁵N tracing model. *SOIL*, 2 : 433-442.
- Aula L, Macnack N, Omara P, Mullock J et Raun W. 2016. Effect of fertilizer nitrogen (N) on soil organic carbon, total N, and soil pH in long-term continuous winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 47 : 863-874.
- Bai E, Li S, Xu W, Li W, Dai W et Jiang P. 2013. A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics. *New Phytologist*, 199 : 441-451.
- Björsne A-K, Rütting T et Ambus P. 2014. Combined climate factors alleviate changes in gross soil nitrogen dynamics in heathlands. *Biogeochemistry*, 120 : 191-201.
- Boisvenue C et Running SW. 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12 : 862-882.
- Bonan GB. 1992. Soil temperature as an ecological factor in boreal forests. Dans : Shugart HH, *et al.* éd. *A systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 126-143.

Booth MS, Stark JM et Rastetter E. 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: A synthetic analysis of literature data. *Ecological Monographs*, 75 : 139-157.

Boulouf Lugo J, Deslauriers A et Rossi S. 2012. Duration of xylogenesis in black spruce lengthened between 1950 and 2010. *Annals of Botany*, 110 : 1099-1108.

Bradford MA, Davies CA, Frey SD, Maddox TR, Melillo JM, Mohan JE, Reynolds JF, Treseder KK et Wallenstein MD. 2008. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecology Letters*, 11 : 1316-1327.

Brooks PD, Stark JM, McInteer BB et Preston T. 1989. Diffusion method to prepare soil extracts for automated nitrogen-15 analysis. *Soil Science Society of America Journal*, 53 : 1707-1711.

Burford JR, Dowdell RJ et Lynch JM. 1978. Critique - Of "Relationships among microbial populations and rates of nitrification and denitrification in a Hanford soil". Dans : Nielsen DR et MacDonald JG éds. *Nitrogen in the environment (volume 2): Soil-plant-nitrogen relationships*. Academic Press, New York, p. 365-378.

Butler SM, Melillo JM, Johnson JE, Mohan J, Steudler PA, Lux H, Burrows E, Smith RM, Vario CL, Scott L, Hill TD, Aponte N et Bowles F. 2012. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications for ecosystem function and structure. *Oecologia*, 168 : 819-828.

Caporn S, Davison A, Fowler D, Harriman R, Hornung M, McNeill S et van der Eerden L. 1994. The ecological effects of increased aerial deposition of nitrogen. The British Ecological Society, Field Studies Council, Montford Bridge, 36 p.

Carreiro MM, Sinsabaugh RL, Rebert DA et Parkhurst DF. 2000. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology*, 81 : 2359-2365.

Chapin FS, Matson PA et Mooney HA. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag New York, New York, 392 p.

Chen J et Stark JM. 2000. Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 32 : 47-57.

Chen Y-T, Borken W, Stange CF et Matzner E. 2011. Effects of decreasing water potential on gross ammonification and nitrification in an acid coniferous forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 43 : 333-338.

Contosta AR, Frey SD et Cooper AB. 2011. Seasonal dynamics of soil respiration and N mineralization in chronically warmed and fertilized soils. *Ecosphere*, 2 : art36.

Cookson WR, Cornforth IS et Rowarth JS. 2002. Winter soil temperature (2–15 °C) effects on nitrogen transformations in clover green manure amended or unamended soils; a laboratory and field study. *Soil Biology and Biochemistry*, 34 : 1401-1415.

Cookson WR, Osman M, Marschner P, Abaye DA, Clark I, Murphy DV, Stockdale EA et Watson CA. 2007. Controls on soil nitrogen cycling and microbial community composition across land use and incubation temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 39 : 744-756.

Cramer W, Bondeau A, Woodward FI, Prentice IC, Betts RA, Brovkin V, Cox PM, Fisher V, Foley JA, Friend AD, Kucharik C, Lomas MR, Ramankutty N, Sitch S, Smith B, White A et Young-Molling C. 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 7 : 357-373.

D'Orangeville L, Houle D, Côté B, Duchesne L et Morin H. 2013. Increased soil temperature and atmospheric N deposition have no effect on the N status and growth of a mature balsam fir forest. *Biogeosciences*, 10 : 4627-4639.

Dao MCE, Rossi S, Walsh D, Morin H et Houle D. 2015. A 6-year-long manipulation with soil warming and canopy nitrogen additions does not affect xylem phenology and cell production of mature black spruce. *Frontiers in Plant Science*, 6:877.

Davidson EA, Stark JM et Firestone MK. 1990a. Microbial production and consumption of nitrate in an annual grassland. *Ecology* : 1968-1975.

Davidson EA, Stark JM et Firestone MK. 1990b. Microbial production and consumption of nitrate in an annual grassland. *Ecology*, 71 : 1968-1975.

Davidson EA, Hart SC et Firestone MK. 1992. Internal cycling of nitrate in soils of a mature coniferous forest. *Ecology*, 73 : 1148-1156.

Davidson EA, Hart SC, Shanks CA et Firestone MK. 1991. Measuring gross nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification by ¹⁵N isotopic pool dilution in intact soil cores. *Journal of Soil Science*, 42 : 335-349.

De Barba D, Rossi S, Deslauriers A et Morin H. 2016. Effects of soil warming and nitrogen foliar applications on bud burst of black spruce. *Trees*, 30 : 87-97.

DeForest JL, Zak DR, Pregitzer KS et Burton AJ. 2004. Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 36 : 965-971.

Dijkstra FA, Hobbie SE, Reich PB et Knops JMH. 2005. Divergent effects of elevated CO₂, N fertilization, and plant diversity on soil C and N dynamics in a grassland field experiment. *Plant and Soil*, 272 : 41-52.

Dijkstra FA, Blumenthal D, Morgan JA, Pendall E, Carrillo Y et Follett RF. 2010. Contrasting effects of elevated CO₂ and warming on nitrogen cycling in a semiarid grassland. *New Phytologist*, 187 : 426-437.

Duchesne L et Houle D. 2006. Base cation cycling in a pristine watershed of the Canadian boreal forest. *Biogeochemistry*, 78 : 195-216.

Duchesne L et Houle D. 2008. Impact of nutrient removal through harvesting on the sustainability of the boreal forest. *Ecological applications* : a publication of the Ecological Society of America, 18 : 1642-1651.

Feng X, Simpson AJ, Schlesinger WH et Simpson MJ. 2010. Altered microbial community structure and organic matter composition under elevated CO₂ and N fertilization in the duke forest. *Global Change Biology*, 16 : 2104-2116.

Frey SD, Knorr M, Parrent JL et Simpson RT. 2004. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management*, 196 : 159-171.

Frey SD, Ollinger S, Nadelhoffer K, Bowden R, Brzostek E, Burton A, Caldwell BA, Crow S, Goodale CL, Grandy AS, Finzi A, Kramer MG, Lajtha K, LeMoine J, Martin M, McDowell WH, Minocha R, Sadowsky JJ, Templer PH et Wickings K. 2014. Chronic nitrogen additions suppress decomposition and sequester soil carbon in temperate forests. *Biogeochemistry*, 121 : 305-316.

Gagnon É. 2002. Développement du système racinaire adventif chez des semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) en plantation. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, 68 p.

Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA, Karl DM, Michaels AF, Porter JH, Townsend AR et Vörösmarty CJ. 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70 : 153-226.

Garten CT. 2006. Relationships among forest soil C isotopic composition, partitioning, and turnover times. *Canadian Journal of Forest Research*, 36 : 2157-2167.

GIEC. 2007. *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC, Valence, Espagne, 73 p.

GIEC. 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, Pachauri RK et Meyer LA (éds.)], IPCC, Genève, Suisse, 151 p.

Hagedorn F, Martin M, Rixen C, Rusch S, Bebi P, Zürcher A, Siegwolf RTW, Wipf S, Escape C, Roy J et Hättenschwiler S. 2010. Short-term responses of ecosystem carbon fluxes to experimental soil warming at the Swiss alpine treeline. *Biogeochemistry*, 97 : 7-19.

Hart SC, Stark JM, Davidson EA et Firestone MK. 1994. Nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification. Dans : Weaver RW, *et al.* éds. *Methods of Soil Analysis: Part 2—Microbiological and Biochemical Properties*. SSSA, ASA, Madison, WI, p. 985-1018.

Hauck RD, Meisinger JJ et Mulvaney RL. 1994. Practical considerations in the use of nitrogen tracers in agricultural and environmental research. Dans : Weaver RW, *et al.* éds. *Methods of Soil Analysis: Part 2—Microbiological and Biochemical Properties*. SSSA, ASA, Madison, WI, p. 907-950.

Hendershot WH, Lalande H et Duquette M. 2008. Soil reaction and exchangeable acidity. Dans : Carter MR et Gregorich EG éds. *Soil sampling and methods of analysis*. CRC Press, Boca Raton, p. 173-178.

Högberg MN, Myrold DD, Giesler R et Högberg P. 2006. Contrasting patterns of soil N-cycling in model ecosystems of Fennoscandian boreal forests. *Oecologia*, 147 : 96-107.

Houle D, Duchesne L et Boutin R. 2009. Effects of a spruce budworm outbreak on element export below the rooting zone: a case study for a balsam fir forest. *Annals of Forest Science*, 66 : 707.

Houle D, Bouffard A, Duchesne L, Logan T et Harvey R. 2012. Projections of future soil temperature and water content for three southern Quebec forested sites. *Journal of Climate*, 25 : 7690–7701.

- Islam MA et Macdonald SE. 2009. Current uptake of ^{15}N -labeled ammonium and nitrate in flooded and non-flooded black spruce and tamarack seedlings. *Annals of Forest Science*, 66 : 102.
- Jackson LE, Schimel JP et Firestone MK. 1989. Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 21 : 409-415.
- Jaeger CH, Monson RK, Fisk MC et Schmidt SK. 1999. Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem. *Ecology*, 80 : 1883-1891.
- Jingguo W et Bakken LR. 1997. Competition for nitrogen during decomposition of plant residues in soil: Effect of spatial placement of N-rich and N-poor plant residues. *Soil Biology and Biochemistry*, 29 : 153-162.
- Kanakidou M, Myriokefalitakis S, Daskalakis N, Fanourgakis G, Nenes A, Baker AR, Tsigaridis K et Mihalopoulos N. 2016. Past, Present, and Future Atmospheric Nitrogen Deposition. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 73 : 2039-2047.
- Kielland K, McFarland J et Olson K. 2006. Amino acid uptake in deciduous and coniferous taiga ecosystems. *Plant and Soil*, 288 : 297-307.
- Kielland K, McFarland JW, Ruess RW et Olson K. 2007. Rapid cycling of organic nitrogen in taiga forest ecosystems. *Ecosystems*, 10 : 360-368.
- Kirkham D et Bartholomew WV. 1954. Equations for following nutrient transformations in soil, utilizing tracer data. *Soil Science Society of America Journal*, 18 : 33-34.
- Lang M, Cai Z-C, Mary B, Hao X et Chang SX. 2010. Land-use type and temperature affect gross nitrogen transformation rates in Chinese and Canadian soils. *Plant and Soil*, 334 : 377-389.
- Lavoie M, Mack MC et Schuur EAG. 2011. Effects of elevated nitrogen and temperature on carbon and nitrogen dynamics in Alaskan arctic and boreal soils. *Journal of Geophysical Research*, 116 : G03013.
- Li Y, Liu Y, Wang Y, Niu L, Xu X et Tian Y. 2014. Interactive effects of soil temperature and moisture on soil N mineralization in a *Stipa krylovii* grassland in Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Land*, 6 : 571-580.

Lilleskov EA, Fahey TJ et Lovett GM. 2001. Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications*, 11 : 397-410.

Lilleskov EA, Fahey TJ, Horton TR et Lovett GM. 2002. Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecology*, 83 : 104-115.

Liu W, Zhang Z et Wan S. 2009. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, 15 : 184-195.

Lovell RD et Hatch DJ. 1998. Stimulation of microbial activity following spring applications of nitrogen. *Biology and Fertility of Soils*, 26 : 28-30.

Lupi C, Morin H, Deslauriers A et Rossi S. 2010. Xylem phenology and wood production: resolving the chicken-or-egg dilemma. *Plant, Cell & Environment*, 33 : 1721-1730.

Lupi C, Morin H, Deslauriers A, Rossi S et Houle D. 2012a. Increasing nitrogen availability and soil temperature: effects on xylem phenology and anatomy of mature black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 : 1277-1288.

Lupi C, Morin H, Deslauriers A, Rossi S et Mäkelä A. 2012b. Xylogenesis in black spruce: does soil temperature matter? *Tree Physiology*, 32 : 74-82.

Lupi C, Morin H, Deslauriers A, Rossi S et Houle D. 2013. Role of soil nitrogen for the conifers of the boreal forest : A critical review. *International Journal of Plant & Soil Science*, 2 : 155–189.

Ma L-N, Lü X-T, Liu Y, Guo J-X, Zhang N-Y, Yang J-Q et Wang R-Z. 2011. The effects of warming and nitrogen addition on soil nitrogen cycling in a temperate grassland, Northeastern China. *PLoS ONE*, 6 : e27645.

Machado ASP. 2005. Estimating nitrogen mineralization potential of soils and the effect of water and temperature and crop residues on nitrogen net mineralization. Cuvillier Verlag, Göttingen, 188 p.

Magill AH, Downs MR, Nadelhoffer KJ, Hallett RA et Aber JD. 1996. Forest ecosystem response to four years of chronic nitrate and sulfate additions at Bear Brooks Watershed, Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 84 : 29-37.

Magill AH, Aber JD, Currie WS, Nadelhoffer KJ, Martin ME, McDowell WH, Melillo JM et Steudler P. 2004. Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA. *Forest Ecology and Management*, 196 : 7-28.

Malhi SS, Nyborg M, Harapiak JT et Flore NA. 1991. Acidification of soil in Alberta by nitrogen fertilizers applied to brome grass. Dans : Wright RJ, *et al.* éds. *Plant-Soil Interactions at Low pH: Proceedings of the Second International Symposium on Plant-Soil Interactions at Low pH*, 24–29 June 1990, Beckley West Virginia, USA. Springer, Dordrecht, p. 547-553.

Mayor JR, Schuur EAG, Mack MC, Hollingsworth TN et Bååth E. 2012. Nitrogen isotope patterns in Alaskan black spruce reflect organic nitrogen sources and the activity of ectomycorrhizal fungi. *Ecosystems*, 15 : 819-831.

McNulty SG, Aber JD et Newman SD. 1996. Nitrogen saturation in a high elevation New England spruce-fir stand. *Forest Ecology and Management*, 84 : 109-121.

Melillo JM, Steudler PA, Aber JD, Newkirk K, Lux H, Bowles FP, Catricala C, Magill A, Ahrens T et Morrisseau S. 2002. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 298 : 2173-2175.

Melillo JM, Butler S, Johnson J, Mohan J, Steudler P, Lux H, Burrows E, Bowles F, Smith R, Scott L, Vario C, Hill T, Burton A, Zhou Y-M et Tang J. 2011. Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108 : 9508–9512.

MFFP. 2015. *Stratégie d'aménagement durable des forêts*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec, 50 p.

Miller AJ et Cramer MD. 2004. Root nitrogen acquisition and assimilation. *Plant and Soil*, 274 : 1-36.

Mukherjee A et Lal R. 2013. Biochar impacts on soil physical properties and greenhouse gas emissions. *Agronomy*, 3 : 313-339.

Mulvaney RL. 1996. Nitrogen—Inorganic Forms. Dans : Sparks DL, *et al.* éds. *Methods of Soil Analysis: Part 3—Chemical Methods*. SSSA, ASA, Madison, WI, p. 1123-1184.

Nadelhoffer KJ. 2007. Atmospheric nitrogen deposition: implications for terrestrial ecosystem structure and functioning. Dans : Visgilio GR et Whitelaw DM éds. *Acid in the environment: lessons learned and future prospects*. Springer, Boston, p. 77-95.

Näsholm T, Kielland K et Ganeteg U. 2009. Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytologist*, 182 : 31-48.

Näsholm T, Ekblad A, Nordin A, Giesler R, Högberg M et Högberg P. 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature*, 392 : 914-916.

Neff JC, Townsend AR, Gleixner G, Lehman SJ, Turnbull J et Bowman WD. 2002. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature*, 419 : 915-917.

Nilsson M-C et Wardle DA. 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. 3 : 421-428.

Ouimet R et Duchesne L. 2009. Dépôts atmosphériques dans les forêts au Québec – Retombées actuelles et tendances au cours des 20 à 30 dernières années. *Le Naturaliste Canadien*, 133 : 56-64.

Pan S, Tian H, Dangal SRS, Zhang C, Yang J, Tao B, Ouyang Z, Wang X, Lu C, Ren W, Banger K, Yang Q, Zhang B et Li X. 2014. Complex spatiotemporal responses of global terrestrial primary production to climate change and increasing atmospheric CO₂ in the 21st century. *PLoS ONE*, 9 : e112810.

Paré MC et Bedard-Haughn A. 2012. Landscape-scale N mineralization and greenhouse gas emissions in Canadian Cryosols. *Geoderma*, 189-190 : 469-479.

Paré MC et Bedard-Haughn A. 2013. Soil organic matter quality influences mineralization and GHG emissions in cryosols: a field-based study of sub- to high Arctic. *Global Change Biology*, 19 : 1126-1140.

Peng Y, Chen G, Chen G, Li S, Peng T, Qiu X, Luo J, Yang S, Hu T, Hu H, Xu Z, Liu L, Tang Y et Tu L. 2017. Soil biochemical responses to nitrogen addition in a secondary evergreen broad-leaved forest ecosystem. *Scientific Reports*, 7 : 2783.

Persson J, Gardeström P et Näsholm T. 2006. Uptake, metabolism and distribution of organic and inorganic nitrogen sources by *Pinus sylvestris*. *Journal of Experimental Botany*, 57 : 2651-2659.

Persson T et Wirén A. 1995. Nitrogen mineralization and potential nitrification at different depths in acid forest soils. *Plant and Soil*, 168-169 : 55-65.

Pisani O, Frey SD, Simpson AJ et Simpson MJ. 2015. Soil warming and nitrogen deposition alter soil organic matter composition at the molecular-level. *Biogeochemistry*, 123 : 391-409.

Price DT, Alfaro RI, Brown KJ, Flannigan MD, Fleming RA, Hogg EH, Girardin MP, Lakusta T, Johnston M, McKenney DW, Pedlar JH, Stratton T, Sturrock RN, Thompson ID, Trofymow JA et Venier LA. 2013. Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews*, 21 : 322-365.

Qian B, Gregorich EG, Gameda S, Hopkins DW et Wang XL. 2011. Observed soil temperature trends associated with climate change in Canada. *Journal of Geophysical Research*, 116 : D02106.

Quinn GP et Keough MJ. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, New York, 537 p.

Read DJ, Leake JR et Perez-Moreno J. 2004. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany*, 82 : 1243-1263.

Rineau F, Stas J, Nguyen NH, Kuyper TW, Carleer R, Vangronsveld J, Colpaert JV et Kennedy PG. 2016. Ectomycorrhizal fungal protein degradation ability predicted by soil organic nitrogen availability. *Applied and Environmental Microbiology*, 82 : 1391-1400.

Rinkes ZL, Sinsabaugh RL, Moorhead DL, Grandy AS et Weintraub MN. 2013. Field and lab conditions alter microbial enzyme and biomass dynamics driving decomposition of the same leaf litter. *Frontiers in Microbiology*, 4 : 21-34.

Rossi S, Morin H et Deslauriers A. 2011a. Multi-scale influence of snowmelt on xylogenesis of black spruce. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43 : 457-464.

Rossi S, Morin H, Deslauriers A et Plourde P-Y. 2011b. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. *Global Change Biology*, 17 : 614-625.

Rossi S, Bordeleau A, Morin H et Houle D. 2013. The effects of N-enriched rain and warmer soil on the ectomycorrhizae of black spruce remain inconclusive in the short term. *Annals of Forest Science*, 70 : 825-834.

Rudebeck A et Persson T. 1998. Nitrification in organic and mineral soil layers in coniferous forests in response to acidity. *Environmental Pollution*, 102 : 377-383.

Ruifang F, Wanqin Y, Jian Z, Renju D, Yi J et Jin L. 2007. Effects of simulated elevated concentration of atmospheric CO₂ and temperature on soil enzyme activity in the subalpine fir forest. *Acta Ecologica Sinica*, 27 : 4019-4026.

Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, Norby RJ, Mitchell MJ, Hartley AE, Cornelissen JHC, Gurevitch J et GCTE-NEWS. 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 126 : 543-562.

Schimel JP et Bennett J. 2004. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 85 : 591-602.

Schimel JP, Jackson LE et Firestone MK. 1989. Spatial and temporal effects on plant-microbial competition for inorganic nitrogen in a California annual grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 21 : 1059-1066.

Schindlbacher A, Schneckner J, Takriti M, Borken W et Wanek W. 2015. Microbial physiology and soil CO₂ efflux after 9 years of soil warming in a temperate forest – no indications for thermal adaptations. *Global Change Biology*, 21 : 4265-4277.

Shenoy A, Kielland K et Johnstone JF. 2013. Effects of fire severity on plant nutrient uptake reinforce alternate pathways of succession in boreal forests. *Plant Ecology*, 214 : 587-596.

Sheppard SC et Addison JA. 2008. Soil sample handling and storage. Dans : Carter MR et Gregorich EG éds. *Soil sampling and methods of analysis*. CRC Press, Boca Raton, p. 39-49.

Sierra J. 1997. Temperature and soil moisture dependence of N mineralization in intact soil cores. *Soil Biology and Biochemistry*, 29 : 1557-1563.

Sinsabaugh RL, Carreiro MM et Repert DA. 2002. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry*, 60 : 1-24.

Spratt ED et McIver RN. 1972. Effects of topographical positions, soil test values, and fertilizer use on yields of wheat in a complex of black chernozemic and gleysolic soils. *Canadian journal of soil science*, 52 : 53-58.

Stark JM et Firestone MK. 1995. Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 61 : 218-221.

- Ste-Marie C et Paré D. 1999. Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 31 : 1579-1589.
- Strong WL et La Roi GH. 1983. Rooting depths and successional development of selected boreal forest communities. *Canadian Journal of Forest Research*, 13 : 577-588.
- Sushama L, Laprise R et Allard M. 2006. Modeled current and future soil thermal regime for northeast Canada. *Journal of Geophysical Research*, 111 : D18111.
- Thomas RQ, Canham CD, Weathers KC et Goodale CL. 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 3 : 13-17.
- Tokuchi N, Takeda H, Yoshida K et Iwatsubo G. 1999. Topographical variations in a plant-soil system along a slope on Mt Ryuoh, Japan. *Ecological Research*, 14 : 361-369.
- Topp GC, Parkin GW et Ferré TPA. 2008. Soil water content. Dans : Carter MR et Gregorich EG éds. *Soil sampling and methods of analysis*. CRC Press, Boca Raton, p. 939-912.
- Verburg PSJ, Johnson DW, Schorran DE, Wallace LL, Luo Y et Arnone III JA. 2009. Impacts of an anomalously warm year on soil nitrogen availability in experimentally manipulated intact tallgrass prairie ecosystems. *Global Change Biology*, 15 : 888-900.
- Vourlitis GL et Zorba G. 2007. Nitrogen and carbon mineralization of semi-arid shrubland soil exposed to long-term atmospheric nitrogen deposition. *Biology and Fertility of Soils*, 43 : 611-615.
- Wanek W, Mooshammer M, Blöchl A, Hanreich A et Richter A. 2010. Determination of gross rates of amino acid production and immobilization in decomposing leaf litter by a novel ¹⁵N isotope pool dilution technique. *Soil Biology & Biochemistry*, 42 : 1293-1302.
- Wild B, Schnecker J, Knoltsch A, Takriti M, Mooshammer M, Gentsch N, Mikutta R, Alves RJE, Gittel A, Lashchinskiy N et Richter A. 2015. Microbial nitrogen dynamics in organic and mineral soil horizons along a latitudinal transect in western Siberia. *Global Biogeochemical Cycles*, 29 : 567-582.
- Xu G, Jiang H, Zhang Y, Korpelainen H et Li C. 2013. Effect of warming on extracted soil carbon pools of *Abies faxoniana* forest at two elevations. *Forest Ecology and Management*, 310 : 357-365.

Xu Y, Li L, Wang Q, Chen Q et Cheng W. 2007. The pattern between nitrogen mineralization and grazing intensities in an Inner Mongolian typical steppe. *Plant and Soil*, 300 : 289-300.

Zaman M et Chang SX. 2004. Substrate type, temperature, and moisture content affect gross and net N mineralization and nitrification rates in agroforestry systems. *Biology and Fertility of Soils*, 39 : 269-279.

Zhang X, Wang Q, Li L et Han X. 2008. Seasonal variations in nitrogen mineralization under three land use types in a grassland landscape. *Acta Oecologica*, 34 : 322-330.

Zhang X, Wang Q, Gilliam FS, Bai W, Han X et Li L. 2012. Effect of nitrogen fertilization on net nitrogen mineralization in a grassland soil, northern China. *Grass and Forage Science*, 67 : 219-230.

Zhang Y, Chen W, Smith SL, Riseborough DW et Cihlar J. 2005. Soil temperature in Canada during the twentieth century: Complex responses to atmospheric climate change. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 110 : D03112.

Zogg GP, Zak DR, Ringelberg DB, MacDonald NW, Pregitzer KS et White DC. 1997. Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Science Society of America Journal*, 61 : 475-481.

ANNEXE A. Emplacement des sites d'étude

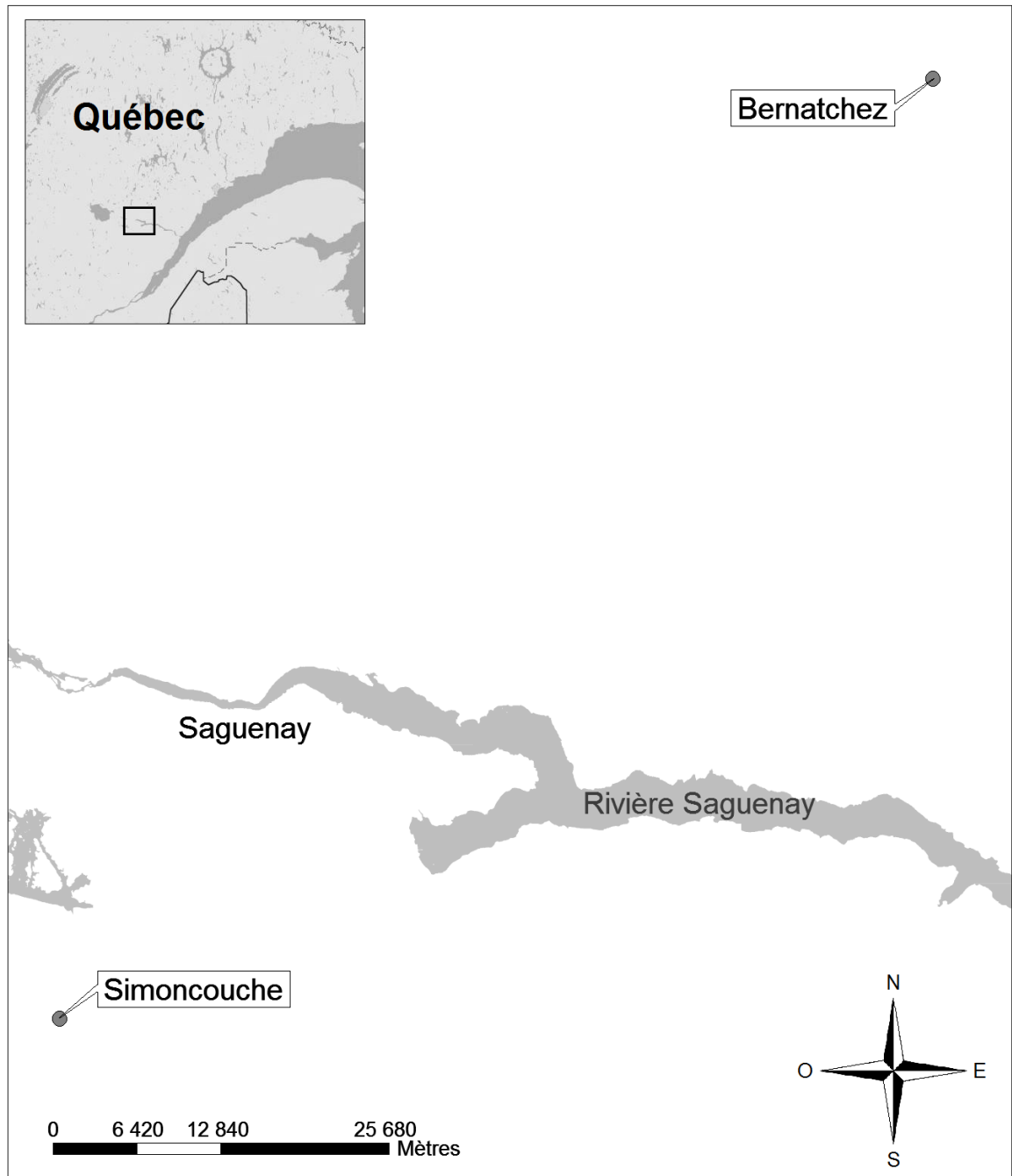


Figure A1. Emplacement des deux sites d'étude, Simoncouche et Bernatchez, au Québec, Canada.

ANNEXE B. Concentrations en ions des pluies artificielles utilisées

Tableau B1. Concentrations en ions des pluies artificielles utilisées [tirées de Lupi *et al.* (2012a)]

| Ion | Concentration dans la pluie artificielle « naturelle » ($\mu\text{eq L}^{-1}$) | Concentration dans la pluie artificielle « N-enrichie » ($\mu\text{eq L}^{-1}$) |
|--------------------|--|---|
| Na^+ | 2,24 | 2,24 |
| Ca^{2+} | 5,00 | 5,00 |
| Mg^{2+} | 1,66 | 1,66 |
| K^+ | 0,76 | 0,76 |
| H^+ | 16,18 | 16,18 |
| Cl^- | 2,24 | 2,24 |
| SO_4^{2-} | 23,69 | 23,69 |
| NH_4^+ | 14,93 | 44,78 |
| NO_3^- | 14,93 | 44,78 |

La pluie artificielle « naturelle » est la pluie qui était appliquée dans les parcelles Ctl et T° (sans augmentation des dépositions d’N), alors que la pluie artificielle « N-enrichie » est celle qui était appliquée dans les parcelles N_d et N_dT° (augmentation des dépositions d’N). À remarquer que les concentrations des ions sont semblables entre les deux pluies artificielles sauf pour les concentrations du NH_4^+ et du NO_3^- qui ont été triplées dans la pluie « N-enrichie ».

ANNEXE C. Températures journalières moyennes du sol en 2015 et en 2016

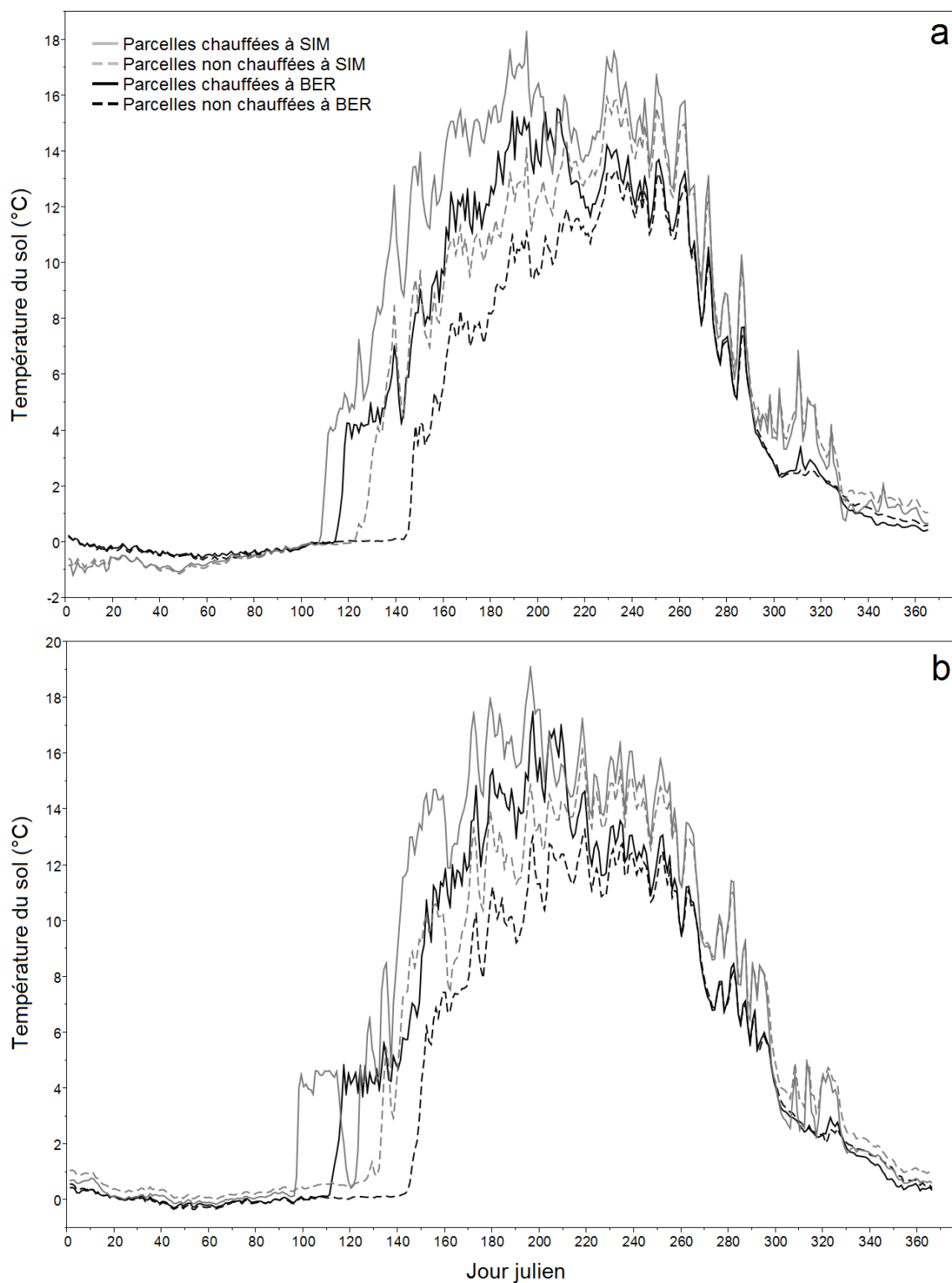


Figure C1. Températures journalières moyennes du sol (dans les parcelles chauffées et non chauffées) à SIM et à BER en a) 2015 et en b) 2016. La température du sol des parcelles chauffées (T° et N_dT°) était augmentée d'environ 4 °C d'avril jusqu'à la fin juillet. Ce

réchauffement artificiel du sol débutait et finissait à BER une à deux semaines plus tard qu'à SIM.

ANNEXE D. Tableaux des résultats des tests statistiques

Tableau D1. Résultats de l'ANCOVA du logarithme des taux de minéralisation nette de l'N

| Facteur | ddl | F | P |
|------------------|-----|--------|-----------|
| date | 10 | 11,102 | < 0,0001* |
| site | 1 | 50,544 | < 0,0001* |
| dépôts N | 1 | 2,502 | 0,116 |
| T°sol | 1 | 1,737 | 0,189 |
| GWC | 1 | 15,096 | 0,0001* |
| date × site | 10 | 1,349 | 0,208 |
| date × dépôts N | 10 | 2,466 | 0,009* |
| date × T°sol | 10 | 1,467 | 0,155 |
| site × dépôts N | 1 | 0,714 | 0,399 |
| site × T°sol | 1 | 1,880 | 0,172 |
| dépôts N × T°sol | 1 | 1,766 | 0,186 |

Note : ddl = degré de liberté, date = période d'incubation (~30 jours),
dépôts N = dépositions d'azote, T°sol = température du sol, GWC = teneur en eau
gravimétrique du sol.

Tableau D2. Résultats de l'ANOVA du logarithme de la quantité nette cumulée d'N-NH₄⁺ minéralisé

| Facteur | ddl | F | P |
|------------------|-----|-------|--------|
| site | 1 | 6,339 | 0,024* |
| dépôts N | 1 | 0,875 | 0,364 |
| T°sol | 1 | 0,218 | 0,647 |
| site × dépôts N | 1 | 0,939 | 0,348 |
| site × T°sol | 1 | 0,022 | 0,885 |
| dépôts N × T°sol | 1 | 0,245 | 0,628 |

Note : ddl = degré de liberté, dépôts N = dépositions d'azote, T°sol = température du sol.

Tableau D3. Résultats de l'ANCOVA du logarithme des taux de minéralisation brute de l'N

| Facteur | ddl | F | <i>P</i> |
|------------------|-----|--------|-----------|
| année | 1 | 19,153 | < 0,0001* |
| mois | 1 | 2,624 | 0,109 |
| site | 1 | 0,058 | 0,810 |
| dépôts N | 1 | 6,536 | 0,013* |
| T°sol | 1 | 0,114 | 0,737 |
| VWC | 1 | 3,784 | 0,055 |
| année × mois | 1 | 6,797 | 0,011* |
| année × site | 1 | 1,306 | 0,257 |
| année × dépôts N | 1 | 1,718 | 0,194 |
| année × T°sol | 1 | 0,081 | 0,777 |
| mois × site | 1 | 10,891 | 0,002* |
| mois × dépôts N | 1 | 0,925 | 0,339 |
| mois × T°sol | 1 | 0,547 | 0,462 |
| site × dépôts N | 1 | 0,195 | 0,660 |
| site × T°sol | 1 | 3,183 | 0,078 |
| dépôts N × T°sol | 1 | 0,464 | 0,498 |

Note : ddl = degré de liberté, dépôts N = dépositions d'azote, T°sol = température du sol, VWC = teneur en eau volumétrique du sol.

Tableau D4. Résultats de l'ANOVA du logarithme des taux d'immobilisation de l'N

| Facteur | ddl | F | <i>P</i> |
|------------------|-----|--------|----------|
| année | 1 | 15,335 | 0,0002* |
| mois | 1 | 5,253 | 0,025* |
| site | 1 | 2,571 | 0,113 |
| dépôts N | 1 | 2,497 | 0,118 |
| T°sol | 1 | 0,004 | 0,952 |
| année × mois | 1 | 1,426 | 0,236 |
| année × site | 1 | 0,432 | 0,513 |
| année × dépôts N | 1 | 3,009 | 0,087 |
| année × T°sol | 1 | 0,054 | 0,818 |
| mois × site | 1 | 9,245 | 0,003* |
| mois × dépôts N | 1 | 2,538 | 0,115 |
| mois × T°sol | 1 | 0,811 | 0,371 |
| site × dépôts N | 1 | 0,214 | 0,645 |
| site × T°sol | 1 | 4,635 | 0,034* |
| dépôts N × T°sol | 1 | 0,291 | 0,591 |

Note : ddl = degré de liberté, dépôts N = dépositions d'azote, T°sol = température du sol.

Tableau D5. Résultats de l'ANOVA du pH

| Facteur | ddl | F | <i>P</i> |
|------------------|-----|-------|----------|
| année | 1 | 0,046 | 0,832 |
| site | 1 | 8,679 | 0,006* |
| dépôts N | 1 | 0,235 | 0,631 |
| T°sol | 1 | 0,038 | 0,847 |
| année × site | 1 | 2,002 | 0,166 |
| année × dépôts N | 1 | 0,074 | 0,788 |
| année × T°sol | 1 | 0,902 | 0,348 |
| site × dépôts N | 1 | 1,894 | 0,177 |
| site × T°sol | 1 | 0,150 | 0,701 |
| dépôts N × T°sol | 1 | 0,085 | 0,773 |

Note : ddl = degré de liberté, dépôts N = dépositions d'azote, T°sol = température du sol.